



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

**“Efecto del tamaño de la nidada en el esfuerzo de
forrajeo del piquero peruano (*Sula variegata*) en la isla
Guañape Norte”**

TESIS

Para optar el Título Profesional de Biólogo con mención en
Zoología

AUTOR

Diego Alonso ARDILES ESPINO

ASESOR

Carlos Alejandro MENDOZA VALDERRAMA

Lima, Perú

2019



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Ardiles, D. (2019). *Efecto del tamaño de la nidada en el esfuerzo de forrajeo del piquero peruano (Sula variegata) en la isla Guañape Norte*. [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Profesional de Ciencias Biológicas]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.



Universidad Nacional Mayor De San Marcos
(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE
BIÓLOGO CON MENCIÓN EN ZOOLOGÍA
(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN DE TESIS)**

Siendo las 19:10 horas del 06 de mayo de 2019, en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas y en presencia del jurado formado por los profesores que suscriben, se dio inicio a la sesión para optar al Título Profesional de Biólogo con mención en **Zoología** de **DIEGO ALONSO ARDILES ESPINO**.

Luego de dar lectura y conformidad al expediente N° 001-EPCB-2019, el titulando expuso su tesis: **“EFECTO DEL TAMAÑO DE LA NIDADA EN EL ESFUERZO DE FORRAJEEO DEL PIQUERO PERUANO (*Sula variegata*) EN LA ISLA GUAÑAPE NORTE”**, y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota 19, calificativo: Aprobado con Medallas honorarias

Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Profesional de Ciencias Biológicas y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el Título Profesional de Biólogo con mención en **Zoología** a **DIEGO ALONSO ARDILES ESPINO** y se eleve lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo título, conforme a ley.

Siendo las 13:15 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 06 de mayo de 2019.

Dra. IRMA FRANKE JAHNCKE
(PRESIDENTA)

Blgo. CARLOS MENDOZA VALDERRAMA
(ASESOR)

Blgo. LEONARDO ROMERO CHUMPITAZ
(MIEMBRO)

Mg. ZEZE BRAVO GUTIERREZ
(MIEMBRO)

A la memoria de Clara Gutiérrez, mi Mamá Clara,
quien con su ejemplo me enseñó lo que realmente
es la dedicación y el esfuerzo constante.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento al proyecto de investigación "Implementación de Nuevas Técnicas para el Monitoreo Biológico de las Aves Guaneras en el Perú" (N°152-2015-FONDECYT) otorgado al PhD. Carlos Zavalaga Reyes, por el financiamiento de mi tesis. Quiero resaltar el apoyo del profesor Zavalaga quien me dio la oportunidad de participar en este proyecto, por la confianza depositada, sus enseñanzas y disposición para aclarar las dudas propias a un trabajo de esta magnitud.

Asimismo, deseo agradecer a mi asesor, el profesor Carlos Mendoza Valderrama, por sus valiosos consejos, que fueron fundamentales para el trabajo de campo en las islas guaneras. Asimismo, agradecerle por la plena disposición y el permanente apoyo en busca del cumplimiento de los objetivos de este trabajo.

Quiero hacer extensivo el agradecimiento a mis amigos tesisistas del proyecto de aves guaneras: Cinthia Irigoin, Diego Acosta, Diego Gonzales, Angela Sifuentes, Cristina Burga y Diana Luna por compartir sus experiencias en las distintas islas, las cuales me sirvieron mucho; y a Rachel Quispe por su ayuda en la colecta de regurgitos y captura de los piqueros.

Por otro lado, quiero agradecer a las instituciones que hicieron posible este trabajo: El Programa de Desarrollo Agrario – Agro Rural, que nos otorgó los permisos para utilizar sus instalaciones y nos dieron todas las facilidades para el desarrollo de esta tesis; agradecer especialmente al Sr. Edgar Rivera y a los guardaislas Alfredo Flores y Moisés Tomairo de la isla Guañape Norte, a Saturnino Ipurre y Jesús Pérez de las islas Ballestas y también a Mauro Tomairo y Máximo Mallqui de la isla Chincha Sur por su interés, disposición, hospitalidad y buen humor. Una segunda institución que fue fundamental para el desarrollo de este trabajo fue el Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SERNANP) que a través de la Reserva Nacional del Sistema de Islas, Islotes y Puntas Guaneras (RNSIIPG) nos otorgaron los permisos de investigación

correspondientes, en especial a Michel Arteaga y Kevin Palacios del sector Norte y a Diana Torres y Franco Sandoval del sector Sur Medio.

Finalmente, quiero agradecer a mi familia; a mis padres Alfredo Ardiles y Patricia Espino, quienes me han apoyado en cada decisión tomada y me han alentado a cumplir con mis objetivos; a mis hermanos, Cecilia y Alfredo, y a mis sobrinos, Diego y Franco, por alegrarme en los momentos más extenuantes; y, principalmente, a Gabriela Sofia López Márquez, mi enamorada, quien ha estado a mi lado por más de 9 años y ha sido el soporte emocional más grande a lo largo de este trabajo; por su inagotable amor y paciencia.

INDICE GENERAL

RESUMEN.....	i
ABSTRACT.....	ii
I. INTRODUCCION.....	1
II. MARCO TEORICO.....	3
II.1 Aspectos biológicos del piquero peruano.....	3
II.2 La hipótesis de Lack y el tamaño de la nidada	7
II.3 El modelo del <i>central place foraging</i> en el piquero peruano.....	8
III. OBJETIVOS E HIPOTESIS	10
IV. MATERIALES Y METODOS	11
IV.1 Área y periodo de estudio.....	11
IV.2 Colecta de datos	12
IV.3 Análisis de datos.....	20
V. RESULTADOS	22
V.1 Comportamiento de forrajeo del piquero en base a los datos obtenidos con registradores GPS	22
V.2 Validación del uso de las cámaras fotográficas automáticas <i>time-lapse</i>	25
V.3 Efecto del tamaño de la nidada, sexo y estadio de desarrollo de los pichones en el esfuerzo de forrajeo	26
V.4 Composición de la dieta.....	30
VI. DISCUSIÓN	32
VI.1 Comportamiento de forrajeo del piquero peruano	32
VI.2 Validación del uso de la cámara fotográfica automática <i>time-lapse</i>	32
VI.3 Efecto del tamaño de nidada en el esfuerzo de forrajeo.....	34
VI.4 Efecto del sexo en el esfuerzo de forrajeo.....	36
VI.5 Efecto del estadio de desarrollo de los pichones en el esfuerzo de forrajeo	37
VI.6 Composición de la dieta.....	38
VII. CONCLUSIONES	40
VIII. RECOMENDACIONES	41
IX. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	42
X. ANEXO.....	51
X.1 Registros fotográficos	51
X.2 Registro de periodos de ausencia de nido	54

RESUMEN

Evaluamos el efecto del tamaño de la nidada en el esfuerzo de forrajeo del piquero peruano (*Sula variegata*) en la isla Guañape Norte entre enero y marzo del 2018. Se planteó que el tamaño de la nidada tendría un efecto en el esfuerzo de forrajeo, bajo la predicción que a mayor tamaño de nidada mayor sería el esfuerzo de alimentación de los padres hacia sus pichones. Para ello, seleccionamos a uno de los padres de nidos de uno, dos y tres pichones; se calculó la duración de los viajes de alimentación (DVA), el esfuerzo diario de forrajeo (EDF) y la frecuencia diaria de los viajes de alimentación (FDVA) de los padres utilizando cámaras fotográficas automáticas *time-lapse*.

No se registraron efectos significativos del tamaño de la nidada en la DVA ni en el EDF del piquero, esto podría deberse a la alta disponibilidad de alimento durante los meses de evaluación, demostrada por el alto consumo de anchoveta por los piqueros (% por peso \pm DS = 98.13 ± 6.32), los viajes de alimentación de corta duración ($\bar{X} \pm$ DS = 2.62 ± 1.58 horas; n=449) y, teniendo en cuenta, la ausencia de pesca industrial de anchoveta durante los meses de evaluación. Por otro lado, sí se registraron efectos significativos del tamaño de nidada en la FDVA, siendo los piqueros que criaban tres pichones los que mayor proporción de viajes de alimentación al día realizaron (días en los que se registraron viajes mayores a uno = 67%; n=46); esto indica que, si bien la alta disponibilidad de alimento permite suplir con facilidad las necesidades de los pichones, la limitada capacidad que tienen los piqueros para transportar alimento los obliga a realizar más de un viaje al día y esto se hace evidente cuando tienen que alimentar a tres pichones.

Palabras claves: Tamaño de nidada, Piquero peruano, *Sula variegata*, duración de viajes de alimentación (DVA), esfuerzo diario de forrajeo (EDF), frecuencia diaria de viajes alimentación (FDVA), cámaras fotográficas automáticas *time-lapse*.

ABSTRACT

We evaluated the effect of brood size on the foraging effort in Peruvian booby (Sula variegata) on the Guañape Norte island from January to March 2018. It was suggested that brood size would influence the foraging effort, under the prediction that the larger brood size, the greater the foraging effort would be for the parents. Thus, one of the parents of nests of one, two and three chicks were selected; foraging trip duration (FTD), daily foraging effort (DFE) and daily feeding frequency (DFF) of the parents were calculated using automated time-lapse camera.

There were no significant effects of brood size in the FTD nor DFE of boobies, this could be due to the high availability of food during the months of evaluation, demonstrated by the high consumption of anchovy (% by weight \pm DS = 98.13 ± 6.32), the foraging trips of short duration (median \pm DS = 2.62 ± 1.58 hours, $n = 449$) and taking into account the absence of industrial anchovy fishing during the evaluation months. On the other hand, there were significant effects of brood size in the DFF, with three-chick broods, which had the highest proportion of food trips per day (days in which trips greater than one were recorded = 67%; $n = 46$); This indicates that, although the high availability of food allows them to easily supply the needs of their chicks, the limited capacity of the boobies to transport food forces them to make more than one trip a day and this becomes evident when they have to feed three chicks.

Key words: *Brood size, Peruvian booby, Sula variegata, foraging trip duration (FTD), daily foraging effort (DFE), daily feeding frequency (DFF), automated time-lapse camera.*

I. INTRODUCCION

El piquero peruano (*Sula variegata*; von Tschudi, 1844) es un ave marina que pertenece al orden de los Suliformes y es miembro de la familia Sulidae. Presenta un marcado dimorfismo sexual, siendo las hembras ligeramente más grandes que los machos, con pesos que varían entre 1200 g y 1675 g (Zavalaga 2009). En el Perú existen registro de siete especies de súlidos (Schulenberg et al 2007; Plenge 2019); sin embargo, el piquero peruano es endémico del Sistema de la Corriente de Humboldt y el más abundante. Se distribuye por la costa oeste de Sudamérica, reproduciéndose desde el norte del Perú (Piura) hasta el centro de Chile (Isla Mocha) (Carboneras et al. 2018); su población se estima en aproximadamente 6 millones de individuos (Nelson 2005). En el Perú, su población es de 1 185 852 individuos (Zavalaga 2015) y se encuentra en la categoría de “En peligro” según la clasificación de especies amenazadas en este país (Decreto Supremo-004-2014-MINAGRI; El peruano 8 de abril 2014), debido a la disminución de su población en las últimas décadas y a las amenazas antrópicas a las que se enfrenta, como la sobrepesca de anchoveta (Nelson 2005), la introducción de especies invasoras (gatos, roedores) y el amallamiento en redes de pesca (Zavalaga, comentarios personales).

La cantidad de huevos que pone el piquero peruano es uno de los más altos dentro de los súlidos, encontrándose en el rango de 1 a 4 huevos por nido (Vogt 1942; Nelson 1978; Passuni et al. 2016). Aunque en súlidos es común la reducción del tamaño de nidada por siblicidio luego de la eclosión de los huevos (Anderson 1989; Nelson 2005), no se ha registrado este comportamiento en el piquero peruano, a quien se le ha encontrado nidos de hasta 4 pichones (Nelson 1978; Zavalaga et al. 2010b). Nelson (1978) explica la ocurrencia de una nidada atípica en el piquero peruano debido a que se reproduce en un ambiente altamente productivo como la Corriente de Humboldt (Chávez et al. 2008).

El gran tamaño de nidada del piquero implicaría una mayor demanda de alimento por parte de sus pichones, lo que puede obligar a los progenitores a realizar un mayor esfuerzo en la búsqueda y obtención de alimento. Este estudio propone evaluar el efecto del tamaño de la nidada del piquero peruano en su esfuerzo de forrajeo. Para ello se monitorearán nidos de piquero peruano de distintos tamaños de nidada, utilizando cámaras fotográficas automáticas *time-lapse* cerca al lugar de anidamiento; esta novedosa herramienta nos permitirá realizar un seguimiento ininterrumpido durante el periodo de crianza de pichones y, además, aumentar el tamaño de muestra. Asimismo, se utilizarán registradores GPS para conocer la ubicación de los piqueros cuando se encuentran fuera del nido y contrastar la información obtenida por las cámaras.

Este estudio pretende entender la variación intraespecífica del comportamiento de forrajeo del piquero peruano en la etapa de crianza de pichones, lo que es fundamental para comprender el rol de esta ave en el ecosistema marino peruano. Asimismo, contribuirá a distintas instituciones del estado que tienen por función proteger las áreas de anidamiento de esta ave. Una de ellas es el Ministerio de Ambiente, que a través de la Reserva Nacional del Sistema de Islas, Islotes y Puntas Guaneras (RNSIIPG), prioriza la investigación científica como base para una correcta planificación de las actividades económicas que se llevan a cabo en esta área natural protegida como la pesca comercial, la explotación del guano y el turismo (Decreto Supremo-024-2009-MINAM; El peruano 1 de enero 2010). Una segunda institución es el Ministerio de Agricultura, que a través del Programa de Desarrollo Productivo Agrario Rural (AgroRural), tiene la responsabilidad de explotación del guano de islas (Decreto Legislativo N° 997; El peruano 13 de marzo 2008), y que también está muy involucrada en la protección de las aves y sus áreas de anidamiento. Sin lugar a duda, la información obtenida servirá para sustentar científicamente las decisiones entorno a una correcta gestión de estas áreas naturales protegidas y a un aprovechamiento sostenible de los recursos que alrededor de ellas se encuentran.

II. MARCO TEORICO

II.1 Aspectos biológicos del piquero peruano

II.1.1 Comportamiento alimenticio

El piquero peruano es un cazador visual que se alimenta de manera diurna (Weimerskirch et al. 2012) y preferentemente cerca a la costa (Ludynia et al. 2010), excepto los individuos que anidan en islas alejadas del litoral (Zavalaga et al. 2010a). Otros súlidos se comportan de distinta manera, como el piquero enmascarado (*Sula dactylatra*), ave pelágica que se alimentan muy lejos de la costa (Nelson 1978).

La dieta del piquero está compuesta por anchoveta, pejerrey, agujilla, sardina, entre otros peces: la anchoveta es el ítem predominante (Tovar y Guillén 1988; Jahncke y Goya 1998; García-Godos y Goya 2000); sin embargo, la cantidad en la dieta puede variar dependiendo de la latitud y la estación (Jahncke y Goya 1997). El piquero peruano consume anchovetas de tallas adultas (>12 cm) o peladillas, dependiendo de la disponibilidad y de la estructura por tallas de los *stocks* de anchoveta en el mar peruano (Jahncke y Zileri 1998; García-Godos y Goya 2000).

La principal técnica que emplea el piquero para alimentarse es el *plunging* (sumergirse; ver Duffy 1983); consiste en que el ave se lanza en picada sobre cardúmenes de peces para capturar a su presa (**Figura 1**). Para el piquero peruano se ha registrado que puede llegar a sumergirse 8.81 metros y permanecer debajo de la superficie hasta por 19.7 segundos (Zavalaga et al. 2010b). Asimismo, se puede alimentar en grupos o de manera solitaria (Nelson 2005).

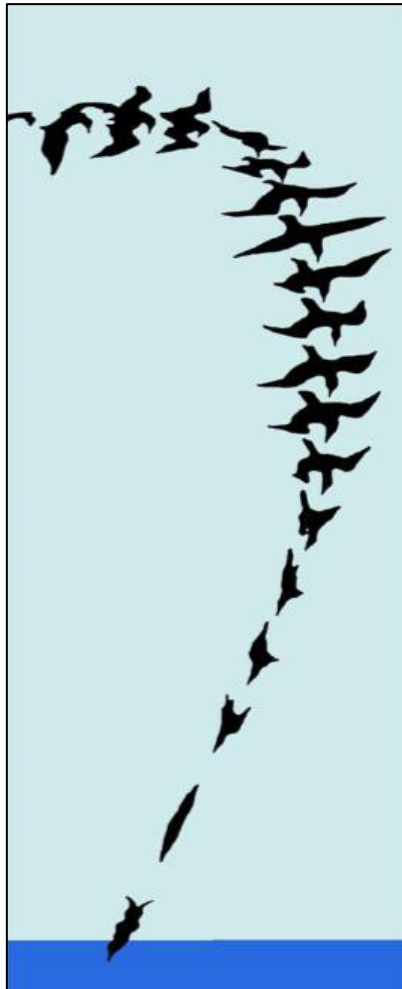


Figura 1. Lanzamiento en picada de un piquero según Tributsch (1974). Imagen tomada del Atlas Osteológico del piquero peruano (Stucchi 2011).

II.1.2 Comportamiento reproductivo

El piquero peruano se reproduce anualmente (Nelson 2005); en las costas peruanas, su periodo reproductivo inicia entre los meses de julio y octubre, con una duración de aproximadamente 6.7 meses, desde la puesta de huevos hasta el completo desarrollo e independencia del volantón (Passuni et al. 2016).

II.1.2.1 La puesta de huevos

El piquero peruano pone de 1 a 4 huevos por nido, más comúnmente 2 o 3 (Nelson 1978). Estos valores son poco comunes entre los miembros de la familia Sulidae, los cuales logran colocar mayormente de 1 o 2 huevos; aunque en algunos

súlidos es común la reducción del tamaño de nidada, por siblicidio obligatorio como en el piquero enmascarado (*Sula dactylatra*) o facultativo como en el piquero de patas azules (*Sula nebouxii*) (Clark y Wilson 1981; Anderson 1989; Nelson 2005), en el piquero peruano, no se ha registrado este comportamiento, por lo que se han encontrado nidos con nidadas de hasta 4 pichones criados exitosamente (Nelson 1978; Zavalaga et al. 2010b).

Los huevos son puestos cada 4 a más días, este intervalo entre huevos ocasiona que en un momento dado el nido de una pareja de piqueros tenga pichones de distintas edades y tamaños. Asimismo, se ha indicado que los huevos que se ponen al final se demoran más en nacer que los primeros, por lo que la diferencia entre edades de los pichones se amplía (Nelson 1978).

II.1.2.2 La incubación

El piquero peruano utiliza las membranas interdigitales de sus patas para incubar los huevos, una característica que comparten todos los miembros de la familia Sulidae (Nelson 2005). El periodo de incubación inicia con el primer huevo y tiene una duración de 42 días (Nelson 1978). Ambos progenitores incuban los huevos de manera equitativa, aunque el macho con un poco más de tiempo (Nelson 1978; 2005). Nelson (1978) observó que cada jornada de incubación dura entre 4 a 10 horas, lo que diferencia a esta especie de otros súlidos que realizan jornadas más largas, como por ejemplo el piquero de pardo (*Sula leucogaster*) (12 a 24 horas) o el piquero de patas rojas (*Sula sula*) (24 a 60 horas).

II.1.2.3 El cuidado de pichones

Luego de la eclosión del huevo ambos padres empollan a sus pichones hasta que estos puedan regular por sí mismos su temperatura (de 2 a 3 semanas; ver Nelson 2005), además, mantenerse en contacto los protege de la depredación de otras aves y de la incidencia directa del sol (Vogt 1942). El macho y la hembra se

dividen las labores de cuidado y alimentación, por lo que se establecen relevos entre los viajes de cada progenitor (Vogt 1942).

Los piqueros adultos alimentan a los pichones, regurgitando directamente en su pico las presas semidigeridas que capturan en sus viajes de alimentación (Vogt 1942; Nelson 1978). Los viajes generalmente inician y terminan en el nido; pueden realizar entre 1 a 4 viajes de alimentación al día y cada uno puede durar de 0.4 a 5 horas (Zavalaga et al. 2010b; Weimerskirch et al. 2012). Según Weimerskirch et al. (2012), la frecuencia y la duración de cada viaje podría estar relacionada con la disponibilidad de alimento alrededor de la isla.

II.1.2.4 El cuidado post-volantón

Los piqueros juveniles retornan al nido para ser alimentados algún tiempo después de que tienen la capacidad de volar, el periodo puede durar aproximadamente de 4 a 8 semanas y esta relacionado con la cantidad de alimento en el ambiente (Nelson 1978). Vogt (1942) describió como los juveniles interceptan a sus padres lejos del nido, “a algo más de cincuenta metros”, pero que no son alimentados hasta llegar a este. Luego de este periodo, y a las 12 semanas de edad aproximadamente, cada individuo es totalmente independiente. Puede regresar a la colonia al segundo año y es probable que se reproduzca a los tres años (Nelson 2005). En súlidos donde no existe un cuidado post-volantón, la mortalidad de la descendencia es alta en los periodos inmediatos luego que alcanzan la independencia (Nelson 2005).

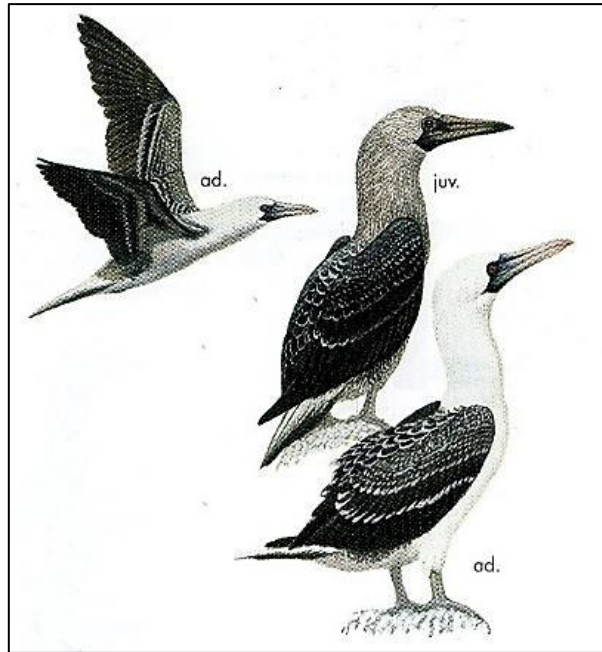


Figura 2. Piquero peruano (*Sula variegata*): ad. =adulto; juv. =juvenil.
Imagen tomada del libro *Birds of Peru* (Schulenberg et al. 2007)

II.2 La hipótesis de Lack y el tamaño de la nidada

David Lack (1954) fue uno de los primeros que reconoció el balance entre la cantidad de pichones y la demanda alimenticia de estos. Planteó que en los nidos con mayor cantidad de pichones los padres tendrían que racionalizar estrictamente la comida, por lo tanto, habría el riesgo de desnutrición en alguno de ellos; en cambio, si el tamaño de nidada es menor, puede distribuir el alimento de manera más generosa y, así, aumentar la sobrevivencia de los pichones, pero el éxito reproductivo sería menor que el primer nido por la menor cantidad de descendencia. Esta relación entre el tamaño de nidada y el éxito reproductivo fueron la base para plantear que, en la mayoría de las aves, el tamaño de la nidada ha evolucionado a través de la selección natural hacia el máximo número de pichones que un padre pudiera alimentar. Es así como Lack propone como limitantes del tamaño de nidada a la disponibilidad de alimento y la habilidad de los padres en proporcionar comida a sus pichones.

La hipótesis de Lack permite explicar la diferencia en tamaños de nidadas entre las distintas especies dentro la familia Sulidae. La mayoría de las especies ponen de 1 a

2 huevos y pueden criar un pichón o máximo dos (Nelson 1978). Sin embargo, el piquero peruano puede poner de 1 a 4 huevos por nido y llegar a criar la misma cantidad de pichones. Nelson (1978) explica que este rasgo atípico se da debido a que el piquero peruano habita en el Sistema de la Corriente de Humboldt, uno de los lugares más productivos del planeta (Chávez et al. 2008).

A pesar de que la explicación de Nelson (1978) pareciera apoyarse en la hipótesis de Lack (1954), hay otros casos en el que los datos la contradicen, sobre todo en experimentos con nidos manipulados. Por ejemplo, si a un nido se le colocan huevos adicionales y el padre logra criar con éxito los pichones originalmente puestos y, además, los que se agregaron experimentalmente; esto sería una prueba de que el progenitor puede criar más pichones de los que realmente pone; descartando así los señalamientos de Lack (Ydenberg y Bertram 1989). La falta de concordancia de datos empíricos con los teóricos ha llevado a que surjan teorías alternativas que den explicación a los distintos casos en donde la hipótesis de Lack no pareciera tener sustento (VanderWerf 1992). No obstante, su aporte ha sido muy importante para el desarrollo de trabajos experimentales por más de 50 años.

II.3 El modelo del *central place foraging* en el piquero peruano

El *central place foraging* es un término acuñado por Orians y Pearson (1979) que describe un comportamiento en el que un animal realiza varios viajes de alimentación desde una localidad fija. Este modelo ha sido observado en varios animales, como en ardillas (Giraldeau y Kramer 1982), estorninos (Kalcenik 1984), hormigas (Harkness y Maroudas 1985), castores (Fryxell y Doucet 1991), abejorros (Creswell et al. 2000) y en humanos (Coddington et al. 2011). Este comportamiento se compone de un viaje de ida (que inicia en un lugar fijo), la carga (que es el proceso por el que el animal captura sus presas), el viaje de regreso (que finaliza en el mismo lugar de inicio) y la descarga (es el traspaso del alimento a su descendencia) (Kramer 2001). La carga puede ser

simple, si solo consigue una presa y luego regresa al lugar fijo; o múltiple, si luego que captura una presa sigue buscando más alimento (Ydenberg 2007).

El comportamiento del piquero peruano cuando alimenta a sus pichones se ajusta a este modelo en donde cada viaje de alimentación inicia y termina, generalmente, en su nido (localidad fija). Asimismo, como exhiben una estrategia biparental en el cuidado del nido, ambos progenitores realizan el mismo comportamiento relevándose mutuamente entre viajes.

El alimento del piquero está distribuido en su ambiente en parches (cardúmenes de anchoveta; ver Mathisen 1989; Gutierrez et al. 2007; Bertrand et al. 2010), este no solo visita un parche y se regresa a su nido si no que busca múltiples lugares antes de regresar (Zavalaga et al. 2010b; Weimerskirch et al. 2010; 2012). Este comportamiento implica mecanismos de decisión (Kramer 2001; Ydenberg 2007) ya que el ave debe “decidir” la cantidad de alimento que lleva al nido, teniendo en cuenta que a mayor cantidad de alimento capturado mayor tiempo invertido en el viaje y por ende mayor esfuerzo invertido.

El objetivo de este trabajo es estudiar si el esfuerzo de forrajeo del piquero peruano está influenciado por el tamaño de su nidada, es decir si un adulto que cría a tres pichones se va a esforzar más que aquel adulto que cría uno o dos pichones. Existe trabajos experimentales que evidencian que, en aves como el Martin pescador común *Alcedo atthis* (Čech y Čech 2017) o el Estornino europeo *Sturnus vulgaris* (Wright et al. 1998), cuanto mayor es la cantidad de pichones que deben alimentar mayor es el esfuerzo de forrajeo de los padres.

Como menciona Zavalaga et al. (2010b), el efecto del tamaño de la nidada en el comportamiento de los piqueros es un tema que aún no se ha tratado a fondo, por ello, este trabajo busca realizar un aporte al conocimiento del comportamiento de forrajeo del piquero peruano cuando está criando pichones.

III. **OBJETIVOS E HIPOTESIS**

Objetivo general

- Evaluar el efecto del tamaño de la nidada en el esfuerzo de forrajeo del piquero peruano (*Sula variegata*) en la Isla Guañape Norte.

Objetivos específicos

- Determinar el esfuerzo de forrajeo (medido a través de la duración de viajes de alimentación, el esfuerzo diario de forrajeo y frecuencia diaria de viajes de alimentación) de los piqueros peruanos en la isla Guañape Norte
- Describir el comportamiento de forrajeo del piquero peruano en la isla Guañape Norte
- Determinar la composición de la dieta del piquero peruano en la isla Guañape Norte

Hipótesis

- **H₁:** El tamaño de la nidada afecta el esfuerzo de forrajeo del piquero peruano (*Sula variegata*).

La predicción de esta hipótesis es que el esfuerzo de forrajeo del piquero peruano aumentará con el incremento en el tamaño de la nidada.

- **H₀:** El tamaño de la nidada no afecta el esfuerzo de forrajeo del piquero peruano (*Sula variegata*)

IV. MATERIALES Y METODOS

IV.1 Área y periodo de estudio

El trabajo de campo se realizó en la Isla Guañape Norte entre el 29 enero y 14 marzo del 2018. Datos adicionales que se relacionan con la validación del método de cámaras fotográficas automáticas *time-lapse* utilizado, se recolectaron también entre el 16 y 21 diciembre 2016 en Guañape Norte (UTM: 17 L 724143.71 m E; 9056107.50 m S), y entre el 6 y 21 enero 2017 en la isla Ballesta Norte (UTM:18 L 349018.00 m E; 8481326.00 m S). Ambas islas forman parte de la Reserva Nacional del Sistema de Islas, Islotes y Puntas Guaneras (RNSIIPG, **Figura 3**).

El promedio de la temperatura superficial del mar entre enero y marzo de 2018 en la Isla Guañape Norte fue 18.03 °C (AgroRural, datos no publicados). Asimismo, durante este mismo periodo, no estuvo abierta la temporada de pesca de anchoveta y, por lo tanto, no hubo ni capturas ni desembarques en la zona. Por otro lado, el número de piqueros reproductivos y no reproductivos en la isla 2018 fue en promedio de 125 596 y 104 968 individuos, respectivamente; entre enero y marzo del 2018 (AgroRural, datos no publicados).



Figura 3. Ubicación de la Isla Guañape Norte e Isla Ballesta Norte.

IV.2 Colecta de datos

IV.2.1 Determinación del esfuerzo de forrajeo

En este estudio, el esfuerzo de forrajeo equivale a la duración de los viajes de alimentación realizados por un individuo, y como un mismo individuo puede realizar más de un viaje al día (Weimerskirch et al. 2012; Zavalaga et al. 2010b), se tomó en cuenta el esfuerzo diario de forrajeo (sumatoria de la duración de todos los viajes de alimentación realizados por un individuo en un día) y la frecuencia diaria de los viajes de alimentación (cantidad de viajes que realiza un piquero al día). La duración y la frecuencia diaria de los viajes de alimentación se estimaron a partir de los periodos y las cantidades de ausencias de sus nidos de las aves reproductivas, respectivamente; estas últimas dos variables fueron determinadas con el uso de cámaras fotográficas automáticas *time-lapse*, que fotografiaron a un grupo de aves marcadas a intervalos de 15 minutos durante las horas de luz. Para validar esta metodología se usaron registradores GPS (**sección IV.2.1.1.1**) en un grupo de aves marcadas que fueron también monitoreadas concurrentemente con las cámaras. Los registradores GPS permitieron obtener información detallada de la ubicación exacta del ave en todo momento. De esta manera, se pudo separar los viajes de alimentación de otras actividades fuera de los nidos. Asimismo, se determinó inequívocamente el rango de duración de los viajes de alimentación.

IV.2.1.1 Validación de las cámaras fotográficas automáticas *time-lapse*

IV.2.1.1.1 Registradores GPS

Se utilizaron tres tipos de registradores GPS: GiPSy-4 (14 g con batería incluida; 47 x 33.5 x 14 mm; TechnoSmart), GiPSy-5 (12 g con batería incluida; 43 x 32 x 14 mm; TechnoSmart) y i-gotU GT-120 modificado sin funda plástica (15 g batería incluida; 44 x 28.5 x 13 mm; MobileAction). Todos estos GPS no fueron diseñados a prueba de agua por lo que se les colocó dentro de bolsas de

polietileno o tubos termo-retráctiles sellados al calor para impermeabilizarlos (**Figura 4**). Los GPS fueron programados para grabar la posición (precisión ± 10 m) a intervalos de 1 a 10 segundos. Luego de su uso, los GPS fueron conectados a un ordenador portátil para la descarga de datos y su reprogramación para un uso subsecuente.



Figura 4. Registradores GiPSy-4 dentro de una bolsa de polietileno sellada.

IV.2.1.1.2 Captura y recaptura de las aves

Se colocaron registradores GPS a 30 piqueros reproductivos criando pichones (7 en Guañape norte, 2016; 8 en Ballesta norte, 2017 y 15 en Guañape norte, 2018). Se trabajaron con piqueros distribuidos en pequeños grupos (subcolonias; ver **Anexo X.1, Figura 18-19**), los cuales fueron seleccionados por que su ubicación era de fácil acceso desde la periferia. La selección de las subcolonias de piqueros a estudiar se realizó días previos al inicio de las tomas fotográficas. Los adultos fueron capturados en sus nidos con un lazo unido a una varilla metálica de 3 m de longitud (Zavalaga et al. 2010a) y se les marcó el pecho y la cabeza con un crayón para ganado: Raidex® ya sea de color lila, azul o verde. El sexo de los adultos capturados fue determinado por sus vocalizaciones (Zavalaga et al. 2009). Los registradores se adhirieron a las 4 plumas caudales centrales de las aves con cinta adhesiva resistente al agua: Tesa® 4651 (**Figura 5**). El proceso de colocación de los GPS duró aproximadamente 10 minutos y las aves fueron

liberadas en sus nidos. Después de un día de uso las aves fueron recapturadas en sus nidos y los GPS retirados de sus plumas. Las aves fueron nuevamente liberadas en sus nidos. Además, se tomaron datos del estadio de desarrollo del pichón más grande, en base a patrones de cobertura del plumaje.



Figura 5. Piqueros instrumentados con GPS en plumas caudales (flecha). *Izquierda:* Piquero marcado de azul en nido con pichones. *Derecha:* Piquero marcado de lila volando.

IV.2.1.1.3 Análisis de los datos de registradores GPS

Es importante resaltar que los datos de las cámaras *time-lapse* y los GPS para el seguimiento de las aves duró máximo un día por ave, coincidente con el tiempo de vida de la batería de los GPS. Los datos de los registradores se analizaron utilizando el software ArcGIS 10.3 (ESRI). Todas las posiciones fueron proyectadas en el sistema de coordenadas UTM (Zona 17S para Guañape Norte y 18S para Ballesta Norte) para su mapeo. Cada recorrido del ave fuera de la isla fue extraído del set completo de datos para identificar el momento exacto de la salida y llegada a la isla. De esta manera, se pudo identificar el intervalo mínimo de tiempo de ausencia del nido que representa un viaje de alimentación, así como determinar la distribución de la duración de los viajes. Estos resultados fueron luego contrastados con aquellos obtenidos con las cámaras *time-lapse*.

IV.2.1.1.4 Cámaras fotográficas automáticas *time-lapse*

Se utilizaron cámaras Brinno® modelo MAC 200DN (275 g; 106 x 110 x 78 mm), con tomas fotográficas a color de 1.3 megapíxeles; abastecidas con dos pilas tipo “D” y una tarjeta de memoria *Secure Digital* (SD) de 32 gigabytes (<http://brinno.com/outdoor-security-camera/MAC200DN#spec>). Las cámaras se instalaron sobre un trípode o un poste de madera a una distancia de 5-10 m de la periferia de la colonia, a una altura de 2 a 3 m del nivel del nido. Dependiendo del lugar de anidamiento, la cámara fue acomodada de tal forma que tuvo una inclinación de 25° a 45° (**Figura 6**). Las cámaras tuvieron un horario de funcionamiento durante las horas de luz (0500 a 1900 h, hora local) ya que los piqueros son depredadores diurnos (Zavalaga et al. 2010b; Weimerskirch et al. 2012). Asimismo, se programaron para que tomen una foto cada 15 min en base al registro mínimo de duración del viaje de alimentación de 24 min (Zavalaga et al. 2010b). Los mismos piqueros seguidos con las cámaras fueron monitoreados con GPS simultáneamente.

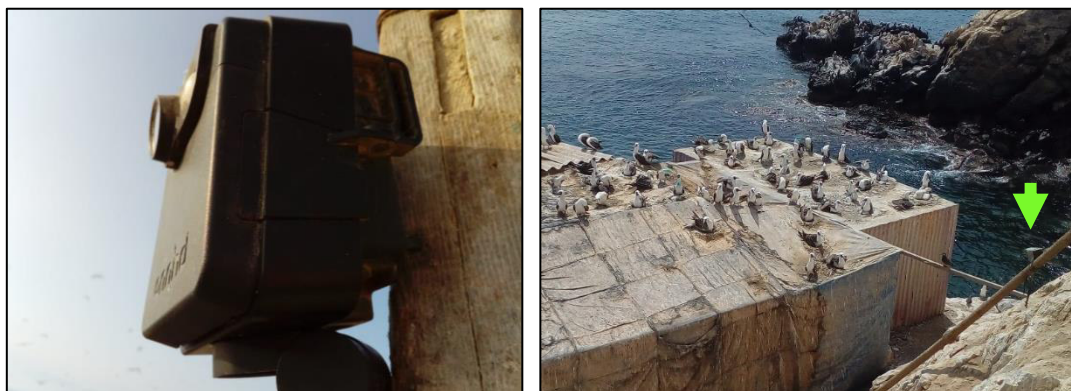


Figura 6. *Izquierda:* Cámara fotográfica automática *time-lapse*. *Derecha:* Cámara instalada (flecha) y monitoreando una subcolonia de piqueros criando pichones en sus nidos.

IV.2.1.1.5 Análisis de fotografías

Para el análisis de las fotos se utilizó el visualizador de fotos de Windows 10. En cada foto y por visualización directa se hizo el registro de los individuos marcados de tal forma que para una determinada hora se certificó su presencia dentro de la colonia y el no registro demostró su ausencia (**Figura 7**). Para el cálculo del periodo de ausencia del individuo en el nido, se estimó la hora de salida del individuo de la colonia (punto medio entre el último registro de presencia y el primer registro de ausencia) y la hora de llegada (punto medio entre el último registro de ausencia y el primer registro de presencia), el periodo de ausencia estará definido por la diferencia entre estas dos horas. Para esta etapa solo se tomaron en cuenta periodos de ausencia cuyo inicio y final se dio en un mismo día ya que los piqueros regresaron usualmente el mismo día en que salieron del nido.



Figura 7. Registros fotográficos de las cámaras *time-lapse* en dos tomas consecutivas 11:15:17 horas y 11:30:17 horas. *Arriba:* Presencia individuo marcado de azul e instrumentado junto con su pareja y sus dos pichones en el nido. *Abajo:* Ausencia individuo marcado, su pareja se queda a cargo del cuidado de los pichones hasta su regreso.

IV.2.1.2 Uso de la cámara fotográfica automática *time-lapse* para la determinación del esfuerzo de forrajeo

Una vez establecida la validación del uso de las cámaras *time-lapse* como herramienta precisa para el cálculo de la duración del viaje, se procedió a incluir todos los registros fotográficos que abarcaron un período de tiempo previo y posterior al estudio de validación, es decir, se usaron las fotos de los individuos marcados antes y después de retirarles los GPS.

Para esta etapa solo se utilizaron los registros fotográficos de la Isla Guañape Norte en el año 2018, unas 6 642 fotos. El análisis de las fotos fue el mismo que el descrito en la **sección IV.2.1.1.5**. Sin embargo, se establecieron los siguientes criterios para el cálculo de la duración de los períodos de ausencia del nido (**Anexo X.2, Figura 20-22**):

- a) La presencia de un ave en su nido fue categorizada como 1, mientras su ausencia como 0.
- b) Cuando no se supo si el ave estuvo o no presente en el nido porque la posición del ave no permitió ver la marca, se categorizó como indeterminado (INDT).
- c) Se excluyeron del análisis días en que se registraron nidos con tres a más eventos indeterminados consecutivos.
- d) Se excluyeron del análisis días en que se registró un evento indeterminado entre un registro de ausencia y otro de presencia, y viceversa.
- e) En caso de que el ave estuvo ausente del nido en el primer registro visible del día (0600 – 0615 h), se asumió que ésta había salido del nido a 0600 h (esto en base al comportamiento observado en las aves que portaron GPS y a otros estudios que demuestran que los piqueros son aves diurnas (Ludynia et al. 2010; Zavalaga et al. 2010b; Weimerskirch et al. 2012)).

- f) En caso de que el ave estuvo ausente del nido en el último registro visible del día (1845 – 1900 h), se asumió de que ésta llegó al nido a las 1900 h, siguiendo los mismos criterios expuestos en el punto anterior.

IV.2.2 Composición de la dieta

Los piqueros tienen la peculiaridad de regurgitar el contenido estomacal después de regresar a sus colonias si son perturbados o capturados (Tovar y Guillen 1988, Jahncke y Zilleri 1998). Estos regurgitos o vómitos son lo suficientemente frescos como para identificar fácilmente a las presas y hacer mediciones de sus tamaños. Es importante señalar que no se realizaron colecta de regurgitos en isla Ballesta norte.

IV.2.2.1 Colecta de regúrgitos

Para la colecta de regúrgitos se utilizaron dos métodos: i) recojo de vómitos espontáneos de grupos no reproductivos (Tovar y Guillen 1988; García-Godos y Goya 2000) y ii) recojo de vómitos inducidos de piqueros capturados en sus nidos (Anderson 1989; Zavalaga et al. 2007). En el primer caso, se seleccionó a un grupo de aves cerca de las casas de los guardaislas después del retorno de sus viajes de alimentación entre 1700 y 1830 h, se les asustó por aproximación lenta de los investigadores desde la periferia hasta que se alejaron o levantaron vuelo dejando sus regúrgitos en el suelo, los que fueron colectados inmediatamente. En el segundo caso, las aves fueron capturadas en sus nidos (**sección IV.2.1.1.2**), sujetadas cabeza hacia abajo, masajeando delicadamente el pecho hasta inducir el vómito. En ambos casos, cada regurgito fue guardado en bolsas de polietileno (20x30cm).

Las colectas de vómitos espontáneos se hicieron interdiarios y en cada colecta se recogieron entre 20 y 30 regurgitos. Las colectas de vómitos inducidos se realizaron durante las capturas de aves adultas para la determinación de la duración de los viajes de alimentación. En suma, durante todo el periodo de estudio se obtuvo

un total de 212 regurgitos. Es importante resaltar que no es posible darles el regurgito a las crías una vez que los padres han sido inducidos a eliminarlo, por lo que para reducir el impacto negativo que conlleva la colecta de regurgitos de individuos reproductivos en sus pichones; solo se colectaron una vez por individuo.

IV.2.2.2 Análisis de regúrgitos

El análisis de los regúrgitos se hizo el mismo día o al día siguiente de la colecta. Cada regurgito fue pesado en una balanza digital (0.1 g). Las presas fueron separadas por especies. Para cada presa, se obtuvo la longitud total (desde la punta de la boca hasta la punta de la aleta caudal) con una regla metálica (1 mm) (**Figura 8**). Todas las presas de la misma especie fueron pesadas con la misma balanza digital. Los índices de abundancia de las diferentes presas son expresados por el promedio ± 1 DS del porcentaje numérico (número total de ítems de la presa/número total de presas por regúrgito) y del porcentaje por peso (peso total de ítems de la presa/peso total de presas por regúrgito). El porcentaje de ocurrencia es expresado como el número de regúrgitos que contiene la presa/número total de regúrgitos.



Figura 8. Anchovetas de un regurgito de piquero. Se observan distintos grados de digestión; solo se medían las mejor conservadas.

IV.3 Análisis de datos

Para el análisis de las fotografías de las cámaras *time-lapse* se realizó, previamente, una descripción del comportamiento de forrajeo de piqueros instrumentados con GPS utilizando los datos de la Isla Guañape Norte del 2018. Este análisis descriptivo fue necesario para determinar la distribución de frecuencias de los periodos de ausencia del nido, la identificación de los viajes de alimentación, los horarios de salida y llegada al nido y las frecuencias diarias de los viajes de alimentación. Luego se efectuó la validación de los periodos de ausencia de los nidos obtenidos con las cámaras, comparando estos datos con aquellos obtenidos simultáneamente con los GPS (como se describe en la **sección IV.2.1.1**). En este último procedimiento se incorporaron datos de registradores GPS obtenidos por un grupo reducido de aves instrumentadas en Guañape Norte 2016 y Ballestas 2017.

Para probar la hipótesis de esta investigación se usaron como variables respuesta: a) la duración de los viajes de alimentación, b) el esfuerzo diario de forrajeo (sumatoria de la duración de todos los viajes en un día de un individuo) y c) la frecuencia diaria de los viajes de alimentación de un individuo. Como variables explicativas se utilizó el tamaño de la nidada (nidos con 1, 2 y 3 pichones), además, se incorporó al análisis el sexo (macho o hembra) y el estadio de desarrollo de los pichones (5 categorías de desarrollo basados en el grado de cobertura del plumaje del mayor de los pichones).

Debido a que hubo varios datos de una misma ave, para el análisis de la duración de los viajes de alimentación y el esfuerzo diario de forrajeo se utilizó un Modelo Lineal Generalizado Mixto con estimación REML (*Restricted Maximum Likelihood*) en donde el factor aleatorio fue el ave y los factores fijos las variables explicativas. Para el análisis de las frecuencias diarias de los viajes de alimentación se utilizaron modelos de regresión logística con estimaciones del X^2 de Wald, ya que los datos podrían ser mejor descritos por una distribución binomial (un viaje al día o más de un viaje al día).

Para las pruebas estadísticas se utilizó el software SAS Versión 9.1 (SAS institute, Cary, NC). La hipótesis nula fue rechazada con una probabilidad $p < 0.05$ y los promedios fueron expresados ± 1 DS.

V. RESULTADOS

V.1 Comportamiento de forrajeo del piquero en base a los datos obtenidos con registradores GPS

Se obtuvieron datos del 83.3 % de los piqueros instrumentados ($n = 30$). Tres registradores GPS se perdieron debido a que los piqueros no pudieron ser recapturados (regresaron al nido, pero no fue posible su recaptura) y dos registradores GPS presentaron errores en la descarga de información.

V.1.1 Períodos de ausencia del nido e identificación de viajes de alimentación

Una inspección directa de los recorridos de las aves en el mar en la Isla Guañape Norte para el 2018 muestra que ausencias menores a 0.25 horas correspondieron a vuelos errantes, sin actividad de alimentación (vuelos cortos alrededor del nido sin una dirección fija). Este grupo de viajes representaron el 53% del total de viajes ($N = 36$, **Figura 9**). Así, períodos de ausencia del nido >0.25 h en este estudio fueron clasificados como viajes de alimentación ($n = 17$).

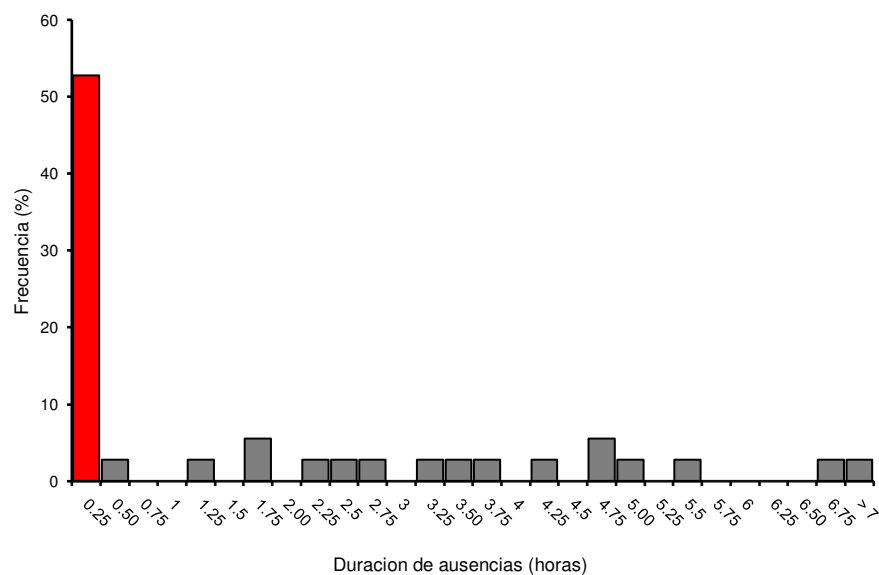


Figura 9. Distribución de frecuencias (%) de la duración de las ausencias del nido de los piqueros registrados con GPS en la isla Guañape Norte (enero-marzo 2018).

V.1.2 Tipos de viajes de alimentación

Los datos de los GPS revelaron que en la isla Guañape Norte entre enero y marzo del 2018, los recorridos de los piqueros en sus viajes de alimentación tuvieron diferentes patrones, los cuales fueron clasificados según los siguientes criterios: viaje cerrado simple (53%), viaje semi-cerrado simple (12%), viaje semi-abierto simple (12%), viaje abierto simple (18%) y viaje cerrado doble (6%) (N=17, **Tabla 1**).

Tabla 1. Clasificación de los viajes de alimentación de las aves con registradores GPS en base a los patrones de sus recorridos y puntos de llegada (○ = nido; △ = otro punto dentro de la isla; ▲ = punto fuera de la isla).

a.- Cerrado Simple: El ave tiene al nido como punto de partida y llegada de su viaje de alimentación.	
b.- Semi-cerrado Simple: El ave tiene como punto de partida el nido y el punto de llegada es un lugar distinto al nido dentro de la isla.	
c.- Semi-abierto Simple: El ave tiene como punto de partida un lugar dentro de la isla, distinto al nido y el punto de llegada es el nido.	
d.- Abierto Simple: El ave tiene como punto de partida y llegada un punto diferente al nido, dentro de la misma isla.	
e.- Cerrado Doble: El ave tiene como punto de partida y llegada el nido, pero su viaje dura más de 12 horas y pernocta fuera de la isla; se incluyen dos eventos de alimentación.	

V.1.3 Horarios de salida y retorno a la isla

Los piqueros en Isla Guañape Norte se alimentaron exclusivamente de día, con salidas desde las 0700 y 1530 h (excepto una salida a las 1830 h), con un pico entre las 1100 y 1200 h (**Figura 10a**). Por el contrario, los retornos se realizaron entre 0800 y 1900 h, con una mayor frecuencia entre 1300 y 1900 h (**Figura 10b**).

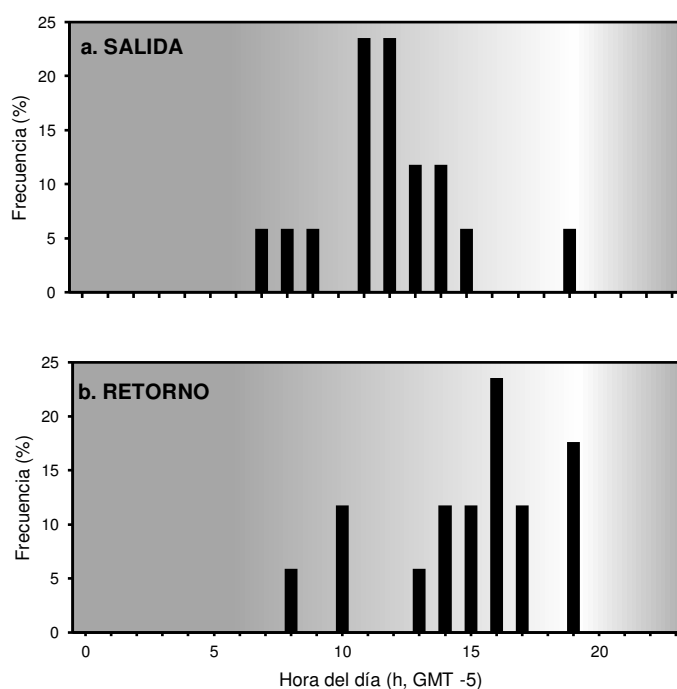


Figura 10. Distribución de frecuencias de los horarios de salida y retorno a la isla del piquero peruano *Sula variegata* en Guañape norte (enero-marzo 2018). Zona gris (■) = noche.

V.1.4 Frecuencia de viajes de alimentación

En Guañape Norte, los piqueros instrumentados con GPS mostraron que mayormente realizan un único viaje de alimentación por día (88% de los casos, $n = 17$), mientras que el 12% de piqueros realiza dos viajes diarios. En un solo caso se pudo observar que el piquero no pernoctó ni en su nido, ni dentro de la isla Guañape Norte (**Tabla 1e**), sino en isla Macabí localizada aproximadamente a 100 km al noroeste de la isla Guañape Norte. El ave retorno a su nido al día siguiente.

V.2 Validación del uso de las cámaras fotográficas automáticas *time-lapse*

Para este análisis se consideraron todos los viajes registrados en las dos localidades (Isla Ballesta Norte y Guañape Norte), llegándose a contrastar 22 viajes de alimentación (57.89 %, n=38) entre aquellos determinados en un grupo de aves con registradores GPS y con monitoreo simultaneo con cámaras *time-lapse*. Hubo una correlación significativa entre el periodo de ausencia del nido de los piqueros determinado con las cámaras y la duración de los viajes de alimentación de los piqueros determinados con los registradores GPS (Correlación de Pearson, $r = 0.848$, $P < 0.0001$, **Figura 11**). Esto confirma que el periodo de ausencia del nido se puede usar como un indicador confiable de la duración del viaje de alimentación y por lo tanto del esfuerzo de forrajeo. Además, se constata que las cámaras *time-lapse* son herramientas confiables para estos tipos de monitoreos.

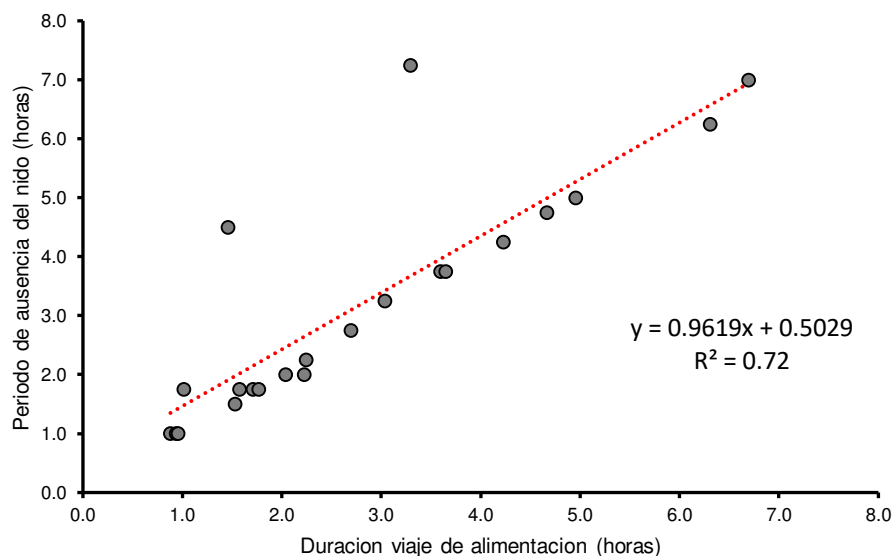


Figura 11. Diagrama de dispersión de las variables: duración de los viajes de alimentación, calculado con registradores GPS y el periodo de ausencia del nido, calculado con cámaras fotográficas automáticas *time-lapse*. Línea de ajuste de los datos (••••).

Si bien la correlación fue significativa, el periodo de ausencia del nido fue ligeramente mayor ($\bar{X} \pm DS = 3.19 \pm 1.94$ h, $n = 22$) que la duración del viaje de alimentación ($\bar{X} \pm DS = 2.80 \pm 1.71$ h, $n = 22$), es decir, 23 minutos más largo en promedio, pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (T-test pareado, $t = 1.81$, $p = 0.085$, $df = 21$). Un aspecto importante es que, según el análisis de los tipos de viaje (**ver sección V.1.2**), las cámaras time-lapse son capaces de registrar con alta precisión (Correlación de Pearson, $r = 0.993$, $P < 0.0001$) únicamente los viajes del tipo cerrado simple (**Tabla 1a**), los cuales representan el 61% del total de los viajes; para el resto de los viajes se sobreestimaría su duración en promedio en 23 minutos.

V.3 Efecto del tamaño de la nidada, sexo y estadio de desarrollo de los pichones en el esfuerzo de forrajeo

Ya que los períodos de ausencia del nido determinados con las cámaras *time-lapse* fueron validados con datos de rutas de alimentación de registradores GPS, se pudo incorporar de forma confiable todos los viajes registrados con las cámaras, utilizando la función de ajuste $x = (y - 0.5029) / 0.9619$, para estimar la duración de los viajes de alimentación; donde **x**: duración estimada del viaje de alimentación; **y**: periodo de ausencia del nido (**Figura 11**). Así, se llegó a obtener un total de 449 viajes de alimentación de 11 piqueros peruanos machos y 14 hembras ($\bar{X} \pm DS = 2.62 \pm 1.58$ horas, $n = 449$). Asimismo, en base a la categorización de viajes de alimentación (**ver sección V.1.1, Figura 9**), se pudo eliminar todos los registros cuyas duraciones de viajes de alimentación fueron menores a 0.25 h ($x < 0.25$ h).

El esfuerzo diario de forrajeo estuvo determinado como la sumatoria de la duración de todos los viajes de alimentación realizado por un ave en un día, así, se obtuvieron 449 registros de viajes de alimentación y 293 registro de esfuerzos diarios de forrajeo de los 25 piqueros marcados. Según el Modelo Lineal Generalizado Mixto utilizado, el

tamaño de la nidada no tuvo un efecto significativo en la duración de los viajes de alimentación (REML, $p = 0.9807$, **Tabla 2**), ni en el esfuerzo diario de forrajeo del piquero (REML, $p = 0.2280$, **Tabla 2**); las interacciones del tamaño de nidada con otros factores tampoco tuvieron un efecto significativo en ninguna de las dos variables respuesta. Las aves hembras tuvieron un mayor esfuerzo diario promedio que los machos (**Figura 12b**), sin embargo, la diferencia no fue significativa como para establecer un efecto del sexo en la duración de viajes de alimentación ni en el esfuerzo diario de forrajeo piquero (REML; $p=0.6834$, $p= 0.1798$, respectivamente; **Tabla 2**). Por otro lado, el estadio de desarrollo de los pichones sí tuvo un efecto significativo en el esfuerzo diario de forrajeo (REML, $p = 0.0068$, **Tabla 2**); sin embargo, cuando se compara el esfuerzo diario de forrajeo promedio respecto a los distintos estadios de desarrollo de los pichones se observa una tendencia ascendente solo durante los primeros estadios, luego esta fluctúa. (**Figura 12c**).

Tabla 2. Resultados del análisis de un modelo generalizado mixto (identidad del ave como variable aleatoria) en donde se evaluaron los efectos del tamaño de la nidada (1, 2 o 3 pichones por nido), el sexo del ave (macho o hembra) y el estadio de desarrollo de los pichones (cinco categorías de tamaños desde recién nacidos hasta pichones grandes) en la duración de los viajes de alimentación y el esfuerzo diario de forrajeo, durante los meses de febrero y marzo del 2018 en la isla Guañape Norte.

FACTOR	Duración de viaje de alimentación		Esfuerzo diario de forrajeo	
	$F_{estadístico}$	p	$F_{estadístico}$	p
Tamaño de nidada	$F_{2,403} = 0.02$	0.9807	$F_{2,247} = 1.49$	0.2280
Sexo	$F_{1,403} = 0.17$	0.6834	$F_{1,247} = 1.81$	0.1798
Tamaño de nidada × Sexo	$F_{2,403} = 0.15$	0.8619	$F_{2,247} = 0.07$	0.9348
Estadio de desarrollo de los pichones	$F_{6,403} = 1.08$	0.3675	$F_{6,247} = 3.63$	0.0068
Sexo × Estadio de desarrollo de los pichones	$F_{4,403} = 1.12$	0.3452	$F_{4,247} = 2.71$	0.0309
Tamaño de nidada × Estadio de desarrollo del pichón	$F_{8,403} = 0.58$	0.7977	$F_{8,247} = 0.59$	0.7876
Tamaño de nidada × Sexo × Estadio de desarrollo de los pichones	$F_{5,403} = 0.92$	0.4676	$F_{5,247} = 0.67$	0.6481

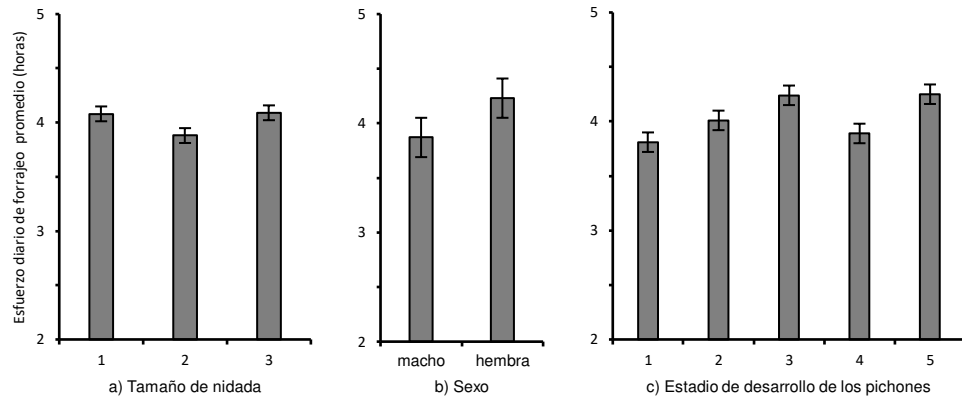


Figura 12. Esfuerzo diario de forrajeo promedio de 25 piqueros en la Isla Guañape Norte durante los meses de enero, febrero y marzo del 2018, agrupados por: a) Tamaño de nidada, b) Sexo y c) Estado de desarrollo de los pichones.

Es importante señalar que la interacción del sexo con el estadio de desarrollo de los pichones también mostró un efecto significativo en el esfuerzo diario de forrajeo (REML, $p = 0.0309$, **Tabla 2**). En todos los estadios de desarrollo de los pichones (EDP), las hembras realizaron un mayor esfuerzo diario de forrajeo promedio, excepto en el estadio número dos, en donde los machos realizaron un mayor esfuerzo en alimentarlos (**Figura 13**).

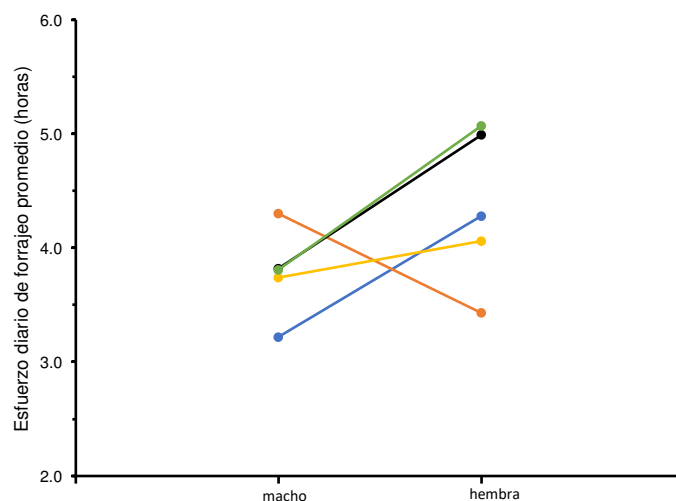


Figura 13. Relación entre el sexo y el estadio de desarrollo de los pichones (EDP) respecto al esfuerzo diario de forrajeo promedio. (EDP1=●; EDP2=●; EDP3=●; EDP4=●; EDP5=●).

En relación con la frecuencia diaria de viajes de alimentación, los piqueros realizaron de 1-3 viajes; el 48.81% de uno, el 49.15% de dos y 2.05% de tres viajes por día (n=293). El tamaño de la nidada fue el único factor que tuvo un efecto significativo en la frecuencia diaria de viajes de alimentación (Regresión logística, X^2 de Wald = 6.11, $p = 0.0471$, **Tabla 3, Figura 14a**).

Tabla 3. Resultados del análisis de regresión logística, en donde se evaluaron los efectos del tamaño de la nidada (1, 2 o 3 pichones por nido), el sexo del ave (macho o hembra) y el estadio de desarrollo de los pichones (cinco categorías de tamaños desde recién nacidos hasta pichones grandes) en las frecuencias diarias de viajes de alimentación (un viaje por día o más de un viaje por día).

FACTOR	Frecuencia diaria de viajes de alimentación		
	DF	X^2 de Wald	p
Tamaño de nidada	2	6.1091	0.0471
Sexo	1	1.2772	0.2584
Estadio de desarrollo de los pichones	4	6.3912	0.1718

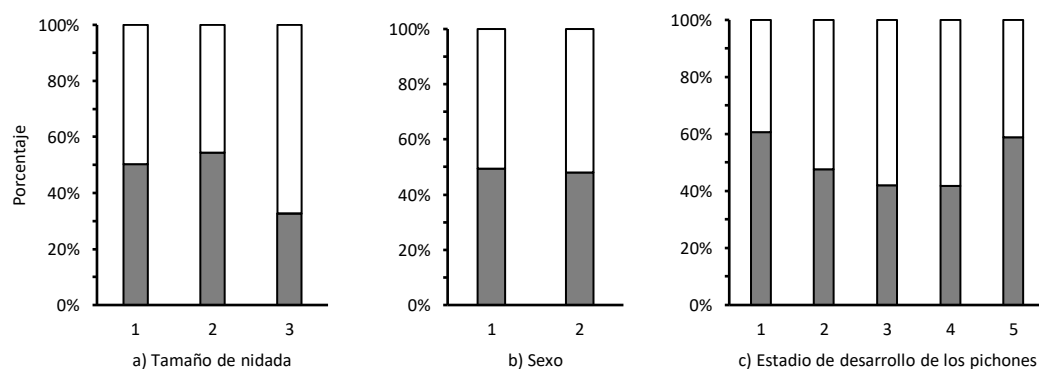


Figura 14. Porcentaje de las frecuencias diarias de los viajes de alimentación de los piqueros relacionados con: a) Tamaño de nidada, b) Sexo, y c) Estadios de desarrollo de los pichones. Columnas grises (■) = un viaje de alimentación diario; columnas blancas (□) = más de un viaje de alimentación diario.

V.4 Composición de la dieta

Se obtuvo un total de 212 regúrgitos frescos para el análisis de dieta. El peso total de cada regúrgito varió entre 14 y 201 g ($\bar{X} \pm DS = 60.94 \pm 30.31$ g, $n = 212$). La anchoveta fue la principal presa consumida, tanto por número como por peso, entre enero y marzo 2018 en isla Guañape Norte, encontrándose presente en todos los regúrgitos (**Tabla 4**). El número de anchovetas por regúrgito varió entre 1 y 18 individuos ($\bar{X} \pm DS = 5.40 \pm 2.62$, $n = 211$). Asimismo, las anchovetas ingeridas fueron en su mayoría adultas ($\bar{X} \pm DS = 13.02 \pm 1.04$ cm, rango = 8.70 – 16.50 cm, $n = 494$ presas; **Figura 15**).

Tabla 4. Composición de la dieta del piquero en la isla Guañape Norte (enero - marzo 2018).

Nombre Común	Nombre Científico	% Numérico	% por peso	% ocurrencia
Anchoveta	<i>Engraulis ringens</i>	99.40 \pm 3.94	98.13 \pm 6.32	100.00%
Agujilla	<i>Scomberesox saurus</i>	0.52 \pm 3.78	0.86 \pm 6.32	2.37%
Pejerrey	<i>Odontesthes regia regia</i>	0.08 \pm 1.15	0.01 \pm 0.15	0.47%

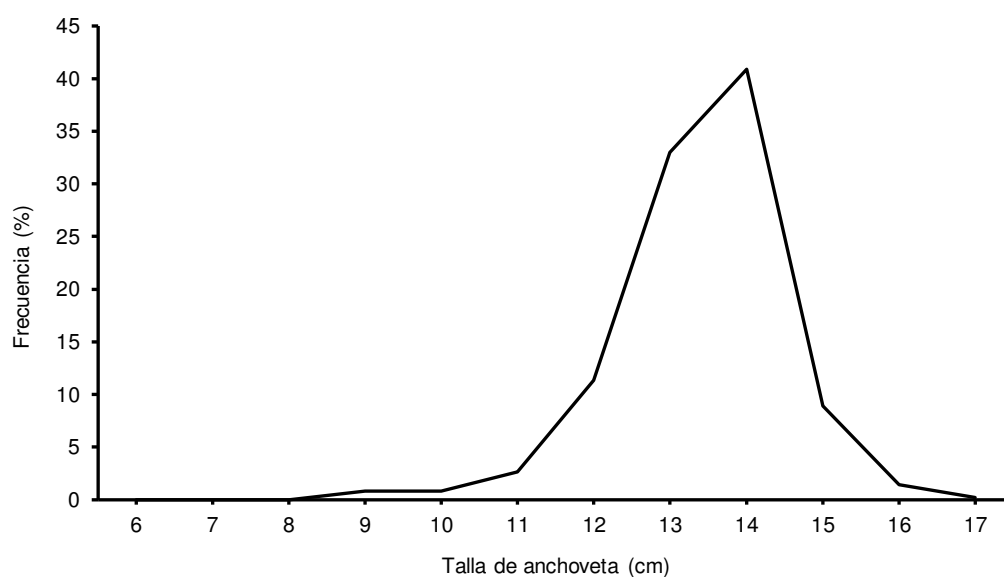


Figura 15. Frecuencia (%) de la distribución por tallas de anchoveta consumida por el piquero peruano durante los meses de enero - marzo del 2018 en la Isla Guañape Norte.

Es importante señalar que inicialmente se planteó obtener información sobre la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de las aves; es decir, el peso del alimento capturado en gramos (g) en un viaje de alimentación, entre la duración de dicho viaje de alimentación en horas (h). Sin embargo, el número de aves monitoreadas con cámaras y registradores GPS a las cuales se les indujo el vómito no fue suficientemente alto (n=10) para análisis estadísticos confiables. Dentro de esta pequeña muestra se obtuvo la media de la CPUE ($\bar{X} \pm DS = 29.14 \pm 17.90$ g/h, rango = 10 - 69.55 g/h, n = 10).

VI. DISCUSIÓN

VI.1 Comportamiento de forrajeo del piquero peruano

En este estudio se encontró que los piqueros realizan exclusivamente viajes de alimentación diurnos (**Figura 10**) y de corta duración, lo cual les permite realizar más de un viaje por día (51% de viajes fueron dobles y triples); por lo general, el ave salió y retornó a su mismo nido (61% del total de viajes). Este comportamiento es común para el piquero tanto en Perú (Zavalaga et al. 2010a; 2010b; Weimerskirch et al. 2010; 2012; Boyd et al. 2014), como en Chile (Ludynia et al. 2010); sin embargo, es raro dentro de los Sulidos, los cuales por lo general se alimentan en viajes de mayor duración, mayor distancia y con una menor frecuencia como en el caso del alcatraz del Cabo *Morus capensis* (Gremillet et al. 2004), el piquero de patas rojas *Sula sula* (Weimerskirch et al. 2005) y el piquero de Nazca *Sula granti* (Zavalaga et al. 2012). Asimismo, este comportamiento de los piqueros responde a la abundancia, disponibilidad y accesibilidad de su principal presa: la anchoveta (Nelson 1978).

VI.2 Validación del uso de la cámara fotográfica automática *time-lapse*

El comportamiento de forrajeo típico del piquero peruano cuando está criando pichones (*central place forager*, ver Orians y Pearson 1979; Weimerskirch et al. 2010) permite utilizar las cámaras *time-lapse* para la estimación de la duración de los viajes de alimentación a través del registro de los periodos de ausencia del nido. Si bien es cierto, con las cámaras no se puede determinar exactamente las actividades que realiza el ave cuando se encuentra fuera del nido, se ha demostrado en este estudio la alta correlación de los datos de esta herramienta con los obtenidos a través de métodos más precisos como los registradores GPS (**Figura 11**).

Es la primera vez que se utiliza las cámaras *time-lapse* para el estudio del comportamiento de forrajeo del piquero peruano; por ello, hay varios aspectos que se

deben tomar en cuenta para un correcto uso de esta herramienta. Debido a que no existe un dimorfismo sexual notorio en el piquero, el marcaje con tinta es necesario para diferenciar al macho de la hembra de cada nido a través de las imágenes de las cámaras; solo es necesario marcar a uno de los padres, preferiblemente en el pecho y la cabeza, ya que esto permitirá visualizar la marca sea cual sea la posición del padre en el nido. En este punto, es importante tener en cuenta que conforme los pichones van desarrollándose, van adquiriendo movilidad (aproximadamente a partir de la cuarta semana de edad; observaciones personales), lo que les permite desplazarse por los alrededores del nido; esto ocasiona que los padres también se movilicen para alimentarlos dificultando su registro a través de las cámaras, además el tamaño de los pichones puede cubrir la marca de tinta colocada a los padres.

Las cámaras *time-lapse* tienen varias ventajas para la estimación de los viajes de alimentación de los piqueros. Una de ellas es la función automática, que evita las observaciones directas por varias horas seguidas, un menor disturbio a la colonia en comparación con otros métodos como el uso de GPS y un menor costo y riesgo de pérdida de equipos. Además, permiten realizar monitoreos ininterrumpidos de todo el periodo de crianza sin la presencia constante del investigador en campo, haciéndolo ideal para zonas alejadas y de difícil acceso, en donde la logística de ingreso al lugar de evaluación es un reto. Por otro lado, también existen desventajas, como la obstaculización del lente por parte de aves que se posan sobre la cámara, la niebla densa que puede dificultar el registro los nidos, el exceso de luz que genera una sobreexposición de la foto y, por último, un mayor tiempo dedicado al análisis y procesamiento de las fotografías, que depende del lapso programado para cada foto y el tiempo total de monitoreo.

El uso de las cámaras *time-lapse* para estudios de aves marinas no es reciente (Harris 1982); sin embargo, actualmente, equipos más modernos permiten usar esta herramienta en una variedad de estudios sobre: éxito reproductivo (Southwell y Emerson

2015; Merkel et al., 2016), parámetros poblacionales en aves coloniales (Huffeldt y Merkel 2013), patrones de atención a la colonia (Sinclair et al. 2017; Dodino et al. 2018), fenología (Black et al. 2018), etc. Asimismo, el uso cada vez más expandido de esta técnica lleva a la aparición de *softwares* más especializados para el procesamiento y análisis de las grandes cantidades de fotografías que se obtienen (Merkel et al. 2016); e incluso promueven la participación de voluntarios en proyectos de ciencia ciudadana (*citizen science project*), como por ejemplo el *Penguin Watch Project* (<https://www.zooniverse.org/projects/penguintom79/penguin-watch>; ver Jones et al. 2018).

El uso de esta herramienta es ideal para investigaciones a largo plazo y monitoreos en varias localidades al mismo tiempo, lo que permitirá unificar el conocimiento de los aspectos biológicos del ecosistema marino peruano con los físicos y, así, lograr un entendimiento integral de cómo las variaciones en las condiciones oceanográficas, debido a los efectos del cambio climático por ejemplo, afectan a las poblaciones de aves marinas que habitan en nuestro litoral y la forma en que se deben aplicar las estrategias para conservar a estas aves.

VI.3 Efecto del tamaño de nidada en el esfuerzo de forrajeo

El piquero peruano es una especie ideal para medir como varía el esfuerzo de los padres respecto al tamaño de su nidada ya que este puede criar de 1 a 4 pichones por nido, lo que no es común en las aves marinas. Se esperaba que el tamaño de la nidada tuviera un efecto en el esfuerzo de forrajeo, siendo que los nidos con mayor cantidad de pichones requieren más alimento, los padres de estos necesitarían esforzarse más para suplir las necesidades alimenticias de su progenie; sin embargo, los resultados de este estudio demuestran que el tamaño de la nidada no tiene efecto significativo en la duración de los viajes de alimentación ni en el esfuerzo diario de forrajeo del piquero peruano (**Tabla 2, Figura 12**), pero sí en la frecuencia diaria de los viajes de alimentación (**Tabla 3, Figura 14**).

La ausencia de un efecto significativo del tamaño de la nidada en el esfuerzo diario de forrajeo y en la duración de los viajes de alimentación estaría en relación con la alta productividad de la zona norte del sistema de la corriente de Humboldt (Chávez et al. 2008). A pesar de que la disponibilidad de alimento en esta zona puede variar debido a condiciones oceanográficas adversas, como El Niño, o a la sobrepesca de anchoveta; ninguno de estos dos factores tuvo lugar alrededor de la isla Guañape norte durante los meses de evaluación, y eso se demostró por el alto consumo de anchoveta adulta (**Figura 15**), los viajes de alimentación de corta duración y la ausencia de pesca industrial de anchoveta. Esto permitió que todas las aves, sin distinción de sus diferentes demandas alimenticias, puedan llevar a sus nidos recursos con la misma facilidad.

Por otro lado, el efecto significativo del tamaño de la nidada en la frecuencia diaria de viajes de alimentación se expresa a través del alto porcentaje de viajes mayores a uno por día en los padres con nidos de tres pichones respecto a los padres que crían uno o dos pichones (**Figura 14**); esto indica que la frecuencia diaria de viajes de alimentación, más que la duración de los viajes o el esfuerzo diario de forrajeo, es una variable más sensible al efecto del tamaño de la nidada. Por ejemplo, un ave puede realizar en un día un viaje de 3 horas y otra ave realizar dos viajes de 1.5 horas aproximadamente; en ambos casos las dos aves tendrán un esfuerzo diario de 3 horas sin embargo la segunda habrá realizado un viaje más al día. Según Anderson y Ricklefs (1992) esto se debe a que la frecuencia diaria de los viajes de alimentación está ligada a la cantidad de alimento que puede transportar un piquero en su buche y a la jerarquización que hay entre los pichones de mayor y menor edad, que establece prioridades al momento del traspaso de alimento capturado de los padres a los hijos; a esto le llamaron la hipótesis de la frecuencia de alimentación (*feeding frequency hypothesis*). Si bien es cierto esta hipótesis hace referencia a nidos de dos pichones en el piquero de patas azules (*Sula nebouxii*), ofrece un punto de partida para explicar las variaciones intraespecíficas del comportamiento de forrajeo de piqueros peruanos que

crían pichones. Información sobre la cantidad exacta de alimento traído al nido y como se transfiere a los pichones son necesarios para comprobar esta hipótesis.

No obstante, en este estudio se ha encontrado que el peso máximo de los contenidos estomacales del piquero fue de 201 g (**sección V.4**). Si en la mayoría de los casos este valor es menor y a pesar de que ambos padres aportan con la alimentación de los pichones, entonces es posible que, si los piqueros realizasen solo un viaje diario, la cantidad de alimento para los nidos con tres o cuatro pichones sería insuficiente y que, por lo tanto, la única forma de compensar estos requerimientos energéticos sea el incrementar la frecuencia de viajes.

VI.4 Efecto del sexo en el esfuerzo de forrajeo

Los resultados de este estudio demuestran que la duración, la frecuencia diaria de los viajes de alimentación y el esfuerzo diario de forrajeo son similares entre machos y hembras, a pesar de que existe dimorfismo sexual, siendo las hembras 19% más pesadas y de 3 a 4 % más grandes que el macho (Zavalaga et al. 2010b). Estas deducciones se ven reforzadas por trabajos como el de Weimerskirch et al. (2012) y Zavalaga et al. (2010b), en donde no se encontraron diferencias significativas entre el comportamiento de forrajeo del macho y la hembra. Esta similitud abarca, también, al piquero de patas azules (Zavalaga et al. 2007), un súlido que comparte el mismo territorio de reproducción del piquero peruano en la zona norte del país (Duffy 1987). Sin embargo, hay otros miembros de la familia Sulidae, que si muestran marcadas diferencias en el comportamiento de forrajeo entre macho y hembra, como el piquero de patas rojas *Sula sula* (Weimerskirch et al. 2006) y el alcatraz del Cabo *Morus capensis* (Rishworth et al. 2014); no obstante, estas aves solo ponen un huevo por reproducción (Nelson 1978; Weimerskirch et al. 2005), lo que las diferencias del piquero peruano y el piquero de patas azules.

VI.5 Efecto del estadio de desarrollo de los pichones en el esfuerzo de forrajeo

El estadio de desarrollo de los pichones ha demostrado tener un efecto en el esfuerzo diario de forrajeo, esto quiere decir que, en ciertas etapas del desarrollo, los pichones generan un esfuerzo significativo de los padres en comparación a otras etapas. Se hubiera esperado que, a mayor edad de los pichones, la demanda de alimento fuera mayor y que a su vez el esfuerzo de los padres por suplir estas demandas también; como ocurre con otras aves marinas (Bertram et al. 1996; Erikstad et al. 1997). Sin embargo, el esfuerzo diario de forrajeo de los padres es progresivo solo en las primeras etapas del estadio de desarrollo de los pichones, luego este parece no seguir ningún patrón (**Figura 12c**); resultados similares se han encontrado en el arao colombino (*Cepphus columba*) en donde luego de la primera mitad del desarrollo de los pichones el esfuerzo de los padres (medido a través de la cantidad de alimento que llevan al nido) decae (Emms y Verbeek 1991). Emms y Verbeek (1991), plantean que puede deberse a una reducción del requerimiento energético de los pichones o a una acción deliberada de los padres para que los pichones vayan empezando a valerse por sí mismos. Estudios más profundos en el piquero peruano deben realizarse para verificar la certeza de estas hipótesis.

Por otro lado, el estadio de desarrollo de los pichones no tiene efecto significativo en la frecuencia diaria de forrajeo del piquero peruano (**Tabla 3, Figura 14c**), como sí se ha registrado en el piquero de patas azules (Gonzales-Medina et al. 2015) y el cormorán grande (Gremillet 1997), quienes ante la demanda cada vez mayor de sus pichones, producto del aumento de edad, el padre ajusta su comportamiento aumentando el número de viajes al día; pero solo el número de viajes, no la duración de los mismo.

Se ha demostrado también que, en el segundo estadio de desarrollo, el sexo tiene un efecto importante en el esfuerzo diario de forrajeo (**Figura 13**). No se han registrado, anteriormente, resultados similares en el piquero peruano ni en otros súlidos, por ello, es necesario profundizar sobre este punto en trabajos posteriores.

VI.6 Composición de la dieta

La determinación de la composición de la dieta en este estudio es crucial para una correcta interpretación de los resultados. Se ha demostrado la predominancia de la anchoveta en la dieta del piquero peruano (**Tabla 4**). Hallazgos similares se han encontrado en otras investigaciones (Tovar y Guillen 1988; Jahncke y Goya 1998; García-Godos y Goya 2000). Este trabajo confirma que el piquero es un especialista en el consumo de anchoveta y que lo convierte en un excelente indicador de la disponibilidad (Jahncke y Goya 1998) y accesibilidad (Barbraud et al. 2018) de estos peces.

Según Jahncke y Goya (1998), el alto consumo de anchoveta indica la alta disponibilidad de este recurso alrededor de la colonia. Por otro lado, Barbraud et al. (2018) demuestran que la accesibilidad de anchoveta (profundidad del límite superior de la zona mínima de oxígeno superficial) afecta los parámetros demográficos de los piqueros. Para este estudio en Guañape Norte, es probable que este también sea el caso ya que durante los meses de evaluación hubo cierre de la temporada de captura de anchoveta (Resolución Ministerial N°028-2018-PRODUCE; ver El Peruano, 24 de enero 2018). El cese de esta actividad pesquera pudo beneficiar a los piqueros ya que no estuvieron en competencia directa con la pesquería (Bertrand et al. 2010). Por otro lado, la temperatura superficial del mar (**sección IV.1**, datos no publicados Agrorural) se mantuvo en el rango normal, lo que permite descartar cualquier anomalía en las condiciones oceanográficas (por ejemplo, El Niño) que pudiera alterar la disponibilidad de anchoveta en la zona (Jahncke 1998).

En relación con las tallas de las anchovetas consumidas por los piqueros (**Figura 15**), se podría deducir, al igual que Jahncke y Zileri (1998), que el piquero tiene una selectividad por las anchovetas adultas; esto podría ofrecer una ventaja para las aves al consumir una mayor cantidad de energía por presa. Por otro lado, esta preferencia podría convertirse en desventaja debido a que la pesquería comercial captura anchovetas adultas. Es por ello, que estos datos de la composición de la dieta pueden variar en escenarios distintos, a consecuencia de factores antrópicos o en cambios en las condiciones oceanográficas alrededor de los lugares de anidamiento como eventos El Niño o factores relacionados al Cambio Climático.

VII. CONCLUSIONES

- El tamaño de nidada del piquero peruano no afecta la duración de los viajes de alimentación ni el esfuerzo diario de forrajeo, pero sí la frecuencia diaria de viajes de alimentación.
- Los piqueros que crían tres pichones realizan más viajes al día que los que crían uno o dos pichones.
- Las hembras del piquero peruano registran un mayor esfuerzo diario de forrajeo que los machos, sin embargo, esta diferencia no es significativa como para concluir que el sexo es un factor que afecta el esfuerzo diario de forrajeo.
- El estadio de desarrollo de los pichones es un factor que afecta el esfuerzo diario de forrajeo del piquero peruano incrementando progresivamente el esfuerzo de los padres durante las primeras semanas de desarrollo.
- El periodo de ausencia del nido del piquero peruano es un buen indicador de la duración de sus viajes de alimentación, y puede ser estimado utilizando cámaras fotográficas automáticas *time-lapse*.
- Las cámaras fotográficas automáticas *time-lapse* han demostrado ser viables para el estudio del comportamiento de forrajeo del piquero peruano y tener un gran potencial para el estudio de otras aves marinas coloniales en el Perú y en el mundo.
- Los piqueros peruanos consumen casi exclusivamente anchovetas adultas, por lo que su comportamiento de alimentación está estrechamente relacionado con la disponibilidad y accesibilidad de esta presa alrededor de su lugar de anidamiento.

VIII. RECOMENDACIONES

Se recomienda el uso de cámaras fotográficas automáticas para el monitoreo de las colonias de piquero peruano, en especial para el estudio del comportamiento de forrajeo y de patrones de atención a la colonia, ya que permite aumentar la cantidad de individuos evaluados evitando un disturbio excesivo a las aves. Es importante que esta herramienta sea de fácil programación e inicio rápido, con un bajo consumo de batería para un seguimiento por varias semanas; además debe tener un buen ensamblaje y sellado de sus partes, con la finalidad de que resista la radiación directa del sol, eviten el ingreso de las partículas de guano y la humedad del ambiente.

Por otro lado, la zona norte del sistema de la corriente de Humboldt es un ambiente con mucha variabilidad por cambios interanuales en las condiciones oceanográficas (por ejemplo, eventos El Niño) y que está expuesto a presiones de la industria pesquera. Por ello, es necesario replicar este estudio en condiciones menos favorables para comparar resultados y tener mayor claridad de las relaciones entre las variables.

Finalmente, se recomienda tomar medidas exactas de las edades de los pichones y profundizar en la relación entre esta variable y el comportamiento de forrajeo del piquero peruano.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ANDERSON, D. J. y RICKLEFS, R. E., 1992. Brood Size and Food Provisioning in Masked and Blue-Footed Boobies (*Sula* Spp.). *Ecology*, **73**(4), 1363-1374.
- ANDERSON, D. J., 1989. The role of hatching asynchrony in siblicidal brood reduction of two booby species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **25**(5), 363-368.
- BARBRAUD, C., BERTRAND, A., BOUCHÓN, M., CHAIGNEAU, A., DELORD, K., DEMARCQ, H., GIMENEZ, O., GUTIÉRREZ, M., GUTIÉRREZ, D., OLIVEROS-RAMOS, R., PASSUNI, G. TEMBLAY, Y. y BERTRAND, S., 2018. Density dependence, prey accessibility and prey depletion by fisheries drive Peruvian seabird population dynamics. *Ecography*, **41**(7), 1092-1102.
- BERTRAM, D. F., WELHAM, C. V. J. y YDENBERG, R. C., 1996. Flexible effort in breeding seabirds: adjustment of provisioning according to nestling age and mass. *Canadian Journal of Zoology*, **74**(10), 1876-1881.
- BERTRAND, S., SILVA, J. y GOYA, E., 2010. Pescadores y aves marinas compitiendo por el mismo recurso: estrategias de forrajeo, interacciones y consecuencias. *Boletín del Instituto del mar del Perú*, **25**(1-2), 39-44.
- BLACK, C., SOUTHWELL, C., EMMERSON, L., LUNN, D. y HART, T., 2018. Time-lapse imagery of Adélie penguins reveals differential winter strategies and breeding site occupation. *PLoS ONE*, **13**(3): e0193532.
- BOYD, C., PUNT, A., WEIMERSKIRCH, H., y BERTRAND, S., 2014. Movement models provide insights into variation in the foraging effort of central place foragers. *Ecological Modelling*, 286, 13-25.
- CARBONERAS, C., CHRISTIE, D.A. y JUTGLAR, F., 2018. Peruvian Booby (*Sula variegata*). En: DEL HOYO, J., ELLIOTT, A., SARGATAL, J., CHRISTIE, D. A. y DE JUANA, E. (editores). *Handbook of the Birds of the World Alive* [en línea]. Barcelona: Lynx Edicions. [Consulta: 4 abril 2018]. Disponible en: <https://www.hbw.com/node/52621>

- ČECH, M. y ČECH, P., 2017. Effect of brood size on food provisioning rate in Common Kingfishers *Alcedo atthis*. *Ardea*, **105**(1).
- CHÁVEZ, F. P., BERTRAND, A., GUEVARA-CARRASCO, R., SOLER, P. y CSIRKE, J., 2008. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography*, 79, 95-105.
- CLARK, A. B. y WILSON, D. S., 1981. Avian Breeding Adaptations: Hatching Asynchrony, Brood Reduction, and Nest Failure. *The Quarterly Review of Biology*, **56**(3), 253-277.
- CODDING, B. F., BIRD, R. B. y BIRD, D. W., 2011. Provisioning offspring and others: risk-energy trade-offs and gender differences in hunter-gatherer foraging strategies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, **278** (1717), 2502-2509.
- CRESWELL, J. E., OSBORNE, J. L. y GOULSON, D., 2000. An economic model of the limits to foraging range in central place foragers with numerical solutions for bumblebees. *Ecological Entomology*, **25**(3), 249-255.
- DODINO, S., HART, T., HARRIS, S. y RAYA REY, A., 2018. Year-round colony attendance patterns for the Gentoo Penguin (*Pygoscelis papua*) at Martillo Island, Tierra del Fuego, Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology*, **130**(2), 493–501.
- DUFFY, D. C., 1987. Aspects of the ecology of Blue-footed and Peruvian Boobies at the limits of their ranges on Isla Lobos de Tierra, Peru. *Colonial Waterbirds*, **10**(1), 45-49.
- DUFFY, D. C., 1983. The foraging ecology of Peruvian seabirds. *The Auk*, **100**(4), 800-810.
- EMMS, S. y VERBEEK, N., 1991. Brood Size, Food Provisioning and Chick Growth in the Pigeon Guillemot *Cephus columba*. *The Condor*, **93**(4), 943-951.

- ERIKSTAD, K. E., ASHEIM, M., FAUCHALD, P., DAHLHAUG, L., TVERAA, T. y DAHLHAUG, P., 1997. Adjustment of parental effort in the puffin; the roles of adult body condition and chick size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **40**(2), 95-100.
- FRYXELL, J. M. y DOUCET, C.M., 1991. Provisioning time and central place foraging in beavers. *Canadian Journal of Zoology- Reveue Canadienne de Zoologie*, **69**(5), 1308-1313.
- GARCÍA-GODOS, A. y GOYA, E., 2000. Dieta de las aves guaneras en la costa peruana durante noviembre 1999. *Informe Progresivo del Instituto del Mar del Perú*, 115, 3-11.
- GIRALDEAU, L. A. y KRAMER, D. L., 1982. The marginal value theorem: a quantitative test using load size variation in a central place forager, the eastern chipmunk *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*, **30**(4), 1036-1042.
- GONZALES-MEDINA, E., CASTILLO-GUERRERO, J. A., SANTIAGO-QUESADA, F., VILLEGAS, A., MASERO, J. A., SANCHEZ-GUZMAN, J. M. y FERNANDEZ, G., 2015. Regulation of breeding expenditure in the blue-footed booby, *Sula nebouxii*: an experimental approach. *Animal Behaviour*, 108, 9-16.
- GRÉMILLET, D., DELL' OMO, G., RYAN, P. G., PETERS, G., ROPERT-COUDERT, Y. y WEEKS, S. J., 2004. Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of *Cape gannets* from neighbouring colonies. *Marine Ecology Progress Series*, 268, 265-279.
- GRÉMILLET, D., 1997. Catch per unit effort, foraging efficiency, and parental investment in breeding great cormorants (*Phalacrocorax carbo carbo*). *ICES Journal of Marine Science*, **54**(4), 635-644.
- GUTIERREZ, M., SWARTZMAN, A., BERTRAND, A. y BERTRAND, S., 2007. Anchovy (*Engraulis ringens*) and sardine (*Sardinops sagax*) spatial dynamics and aggregation patterns in the Humboldt Current ecosystem, Perú, from 1983–2003. *Fisheries Oceanography*, **16**(2), 155-168.

- HARKNESS, R. D. y MAROUDAS, N. G., 1985. Central place foraging by an ant (*Cataglyphis bicolor* Fab.): a model of searching. *Animal Behaviour*, **33**(3), 916-928.
- HARRIS, M.P., 1982. Promiscuity in the Shag as shown by time-lapse photography. *Bird Study*, **29**(2), 149-154.
- HUFFELDT, N. P. y MERKEL, F. R., 2013. Remote Time-lapse Photography as a monitoring tool for colonial breeding seabirds: a case study using thick-billed murre (*Uria lomvia*), **36**(3), 330-342.
- JAHNCKE, J., 1998. Las poblaciones de aves guaneras y sus relaciones con la abundancia de anchoveta y la ocurrencia de eventos El Niño en el mar peruano. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*, **17**(1-2), 1-13
- JAHNCKE, J. y GOYA, E., 1998. Las dietas del Guanay y del Piquero peruano como indicadores de la abundancia y distribución de anchoveta. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*, **7**(1-2), 15-33.
- JAHNCKE, J. y GOYA, E., 1997. Variación latitudinal y estacional en la dieta del Guanay (*Leucocarbo bougainvillii*) y el Piquero peruano (*Sula variegata*) en la costa peruana. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*, **16**(1), 23-41.
- JAHNCKE, J. y ZILERI, D., 1998. Estudios sobre la dieta en piqueros como indicadores de la estructura por tallas de los stocks de Anchoveta en el mar peruano. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*, **17**(1-2), 47-54.
- JONES, F., ALLEN, C., ARTETA, C., ARTHUR, J., BLACK, C., EMMERSON, L. M., FREEMAN, R., HINES, G., LINTOTT, C. J., MACHÁČKOVÁ, Z., MILLER, G., SIMPSON, R., SOUTHWELL, C., TORSEY, H. R., ZISSERMAN, A. y HART, T., 2018. Data Descriptor: Time-lapse imagery and volunteer classifications from the Zooniverse Penguin Watch project. *Scientific data*, 5:180124.

- JOHNSEN, I., ERIKSTAD, K. y SAETHER, B., 1994. Regulation of Parental Investment in a Long-Lived Seabird, the Puffin *Fratercula arctica*: An Experiment. *Oikos*, **71**(2), 273-278.
- KALCENIK, A., 1984. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *Journal of Animal Ecology*, **53**(1), 283-299.
- KRAMER, D., 2001. Foraging behavior. En: FOX, C. W., ROFF, D. A. and FAIRBAIRN, D. J. (editores). *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. Oxford University Press, pp. 232-246.
- LACK, D., 1954. The significance of clutch size in birds. En: *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, pp. 21-31
- LUDYNIA, K., GARTHE, S. y LUNA-JORQUERA, G., 2010. Distribution and foraging behaviour of the Peruvian Booby (*Sula variegata*) off northern Chile. *Journal of Ornithology*, **151**(1), 103-111.
- MATHISEN O. A., 1989. Adaptation of the anchoveta (*Engraulis ringens*) to the Peruvian upwelling system. pp. 220–234. En: PAULY, D., MUCK, P., MENDO, J., TSUKAYAMA, L. (editores), *The Peruvian Upwelling Ecosystem: Dynamics and Interaction*. ICLARM Conference Proceedings, 18, pp.438; Instituto del mar del Peru, Callao, Perú; Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit GmbH, Eschborn, Federal Republic of Germany; y International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- MERKEL, F., JOHANSEN, K. y KRISTENSEN, A. J., 2016. Use of time-lapse photography and digital image analysis to estimate breeding success of a cliff-nesting seabird. *Journal of Field Ornithology*, **87**(1), 84-95.
- NELSON, B., 2005. Pelicans, Cormorants, and Their Relatives: The Pelecaniformes. Oxford University Press, Oxford, New York.

- NELSON, B., 1978. The Sulidae: gannets and boobies. Oxford University Press, Oxford, New York.
- ORIAN, G. H. y PEARSON, N. E., 1979. On the theory of central place foraging. En: HORN, D.J.M. y STAIRS, R.D.G.R. (editores), *Analyses of Ecological Systems*. Ohio State University Press, Columbus, Ohio.
- PASSUNI, G., BARBRAUD, C., CHAIGNEAU, A., DEMARCQ, H., LEDESMA, J., BERTRAND, A., CASTILLO, R., PEREA, A., MORI, J., VIBLANC, V.A., TORRES-MAITA, J. y BERTRAND, S., 2016. Seasonality in marine ecosystems: Peruvian seabirds, anchovy, and oceanographic conditions. *Ecology*, **97**(1), 182-193.
- PERU. Dan por terminada la Segunda Temporada de Pesca 2017 en la Zona Norte - Centro del Perú, del recurso anchoveta y anchoveta blanca. Resolución Ministerial -028-2018-PRODUCE. El peruano, 24 de enero 2018, núm.14377, p. 16.
- PERU. Decreto Supremo que aprueba la actualización de la lista de clasificación y categorización de especies amenazadas de fauna silvestre legalmente protegidas. Decreto Supremo-004-2014-MINAGRI. El peruano, 8 de abril 2014, núm. 12813, p. 520497.
- PERU. Decreto supremo que aprueba el establecimiento de la reserva nacional sistema de islas, islotes y puntas guaneras. Decreto Supremo-024-2009-MINAM. El peruano, 1 de enero 2010, núm.10845, p. 410293.
- PERU. Decreto legislativo que aprueba la ley de organización y funciones del ministerio de agricultura. Decreto Legislativo N° 997. El peruano, 13 de marzo 2008, núm. 10166, p. 368584.

- PLENGE, M. A., 2019. Lista de las aves del Perú. *Union de Ornitólogos del Perú* [En línea]. [Consulta: 28 febrero 2019]. Disponible en: <https://sites.google.com/site/boletinunop/checklist>.
- RISHWORTH, G. M., TREMBLAY, Y., GREEN, D. B., CONNAN, M. y PISTORIUS, P. A., 2014. Drivers of time-activity budget variability during breeding in a pelagic seabird. *PLoS ONE*, **12**(12), 1-17.
- SCHULENBERG, T., STOTZ, D., LANE, D., O' NEILL, J. y PARKER III, T., 2007. Birds of Peru. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. 71.
- SINCLAIR, N. C., HARRIS, M. P., NAGER, R.G., LEAKEY, C. D. B. y ROBBINS, A. M., 2007. Nocturnal colony attendance by common guillemots *Uria aalge* at colony in Shetland during the pre-breeding season. *Seabird*, 30, 51-62.
- SOUTHWEST, C. y EMERSON, L., 2015. Remotely-operating camera network expands Antarctic seabird observations of key breeding parameters for ecosystem monitoring and management. *Journal for Nature Conservation*, 23, 1-8.
- STUCCHI, M., 2011. Atlas osteológico del Piquero Peruano *Sula variegata*. *Asociación para la Investigación y Conservación de la Biodiversidad*. Lima, Perú, pp. 20.
- TOVAR, H. y GUILLEN, V., 1988. Comportamiento alimenticio del piquero (*Sula variegata*), ave guanera peruana. *Boletín de Lima*, 60, 85-90.
- TRIBUTSCH, H., 1982. How life learned to live: Adaptation in nature. MIT Press, Cambridge, MA, USA.
- VANDERWERF, E., 1992. Lack's clutch size hypothesis: an examination of the evidence using meta-analysis. *Ecology*, **73**(5), 1699-1705.
- VOGT, W., 1942. Informe sobre las aves guaneras. *Boletín de la Compañía Administradora de Guano*, **18**(3), 1-132.
- WEIMERSKIRCH, H., BERTRAND, S., SILVA, J., BOST, C. y PERALTILLA, S., 2012. Foraging in Guanay cormorant and Peruvian booby, the major guano-producing seabirds in the Humboldt Current System. *Marine Ecology Progress Series*, 458, 231-245.

- WEIMERSKIRCH, H., BERTRAND, S., SILVA, J., MARQUES, J. C. y GOYA, E., 2010. Use of Social Information in Seabirds: Compass Rafts Indicate the Heading of Food Patches. *PLoS One*, **5**(3): e9928.
- WEIMERSKIRCH, H., LE CORRE, M., ROBERT-COUDERT, Y., KATO, A. y MARSAC, F., 2006. Sex-specific foraging behaviour in a seabird with reversed sexual dimorphism: the red-footed booby. *Oecologia*, **146**(4), 681–691.
- WEIMERSKIRCH, H., LE CORRE, M., JAQUEMET, S. y MARSAC, F., 2005. Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic environment. *Marine Ecology Progress Series*, 288, 251–261.
- WRIGHT, J., BOTH, C., COTTON, P. A. y BRYANT, D., 1998. Quality vs. quantity: energetic and nutritional trade-offs in parental provisionin strategies. *Journal of Animal Ecology*, **67**(4), 620-634.
- YDENBERG, R. C., 2007. Provisioning. En: STEPHENS, D. W., BROWN, J. S. y YNDEBERG, R. C. (editores) *Foraging: Behavior and Ecology*. The University of Chicago Press, pp. 273-303.
- YDENBERG, R.C. y BERTRAM, D.F., 1989. Lack's Clutch Size Hypothesis and Brood Enlargement Studies on Colonial Seabirds. *Colonial Waterbirds*, **12**(1), 134-137.
- ZAVALAGA, C., BENVENUTI, S., DALL'ANTONIA, L. y EMSLIE, S.D., 2007. Diving behavior of blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru in relation to sex, body size and prey type. *Marine Ecology Progress Series.*, 336, 291–303.
- ZAVALAGA, C., TAYLOR, S. A., DELL' OMO, G., ANDERSON, D. J. y FRIESEN, V., 2009. Male/female classification of the Peruvian booby. *The Wilson Journal of Ornithology*, **121**(4), 739–744.
- ZAVALAGA, C., HALLS, J. y DELL' OMO, G., 2010a. Marine habitat use of Peruvian boobies: a geographic and oceanographic comparison between inshore and offshore islands. *ICES Journal of Marine Science*, **67**(5), 940-951.

- ZAVALAGA, C., HALLS, J., MORI, G., TAYLOR, S. y DELL'OMO, G., 2010b. At-sea movement patterns and diving behavior of Peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. *Marine Ecology Progress Series*, 404, 259-274.
- ZAVALAGA, C., EMSLIE, S. D., ESTELA, F. A., MÜLLER, M. S., DELL'OMO, G. y ANDERSON, D. J., 2012. Overnight foraging trips by chick-rearing Nazca Boobies *Sula granti* and the risk of attack by predatory fish, *Ibis*, **154**(1), 61-73.
- ZAVALAGA, C., 2015. Índices para el inicio y cierre de las campañas de extracción de guano en la RNSIIPG (Especial atención a los aspectos reproductivos de las tres especies de aves guaneras y considerando como caso de estudio a la Isla Guañape Sur). *Informe técnico Proyecto GEF Humboldt– UNDP*.

X. ANEXO

X.1 Registros fotográficos



Figura 16. Trabajo de campo: a) Captura de piquero peruano en su nido. b) Colocación de un registrador GPS en las plumas caudales del piquero. c) Instalación de una cámara fotográfica automática *time-lapse*.



Figura 17. Piqueros marcados alimentando a sus pichones



Figura 18. Subcolonia en Isla Ballesta Norte: Monitoreo de una subcolonia de piqueros (instrumentados con registradores GPS) utilizando una cámara *time-lapse* (flecha), con la finalidad de validar este nuevo método. Se observa individuos marcados de azul, verde y lila, enero 2017.



Figura 19. Subcolonia en Isla Guañape Norte: Distribución de piqueros seleccionados en sus nidos dentro de una subcolonia para la determinación de su esfuerzo de forrajeo, marzo 2018.

X.2 Registro de periodos de ausencia de nido

a)

ID	PEBO_7
SEXO	hembra
TAMAÑO DE NIDADA	2

b)



c)

HORA	2018																		
	16-Feb	18-Feb	20-Feb	21-Feb	22-Feb	26-Feb	27-Feb	28-Feb	1-Mar	2-Mar	3-Mar	4-Mar	5-Mar	6-Mar	7-Mar	8-Mar	9-Mar	10-Mar	12-Mar
5:00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5:15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5:30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5:45	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6:00	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
6:15	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0
6:30	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0
6:45	INDT	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
7:00	INDT	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	INDT	0
7:15	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
7:30	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
7:45	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
8:00	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
8:15	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
8:30	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
8:45	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
9:00	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
9:15	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
9:30	1	INDT	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
9:45	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
10:00	1	INDT	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
10:15	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
10:30	1	INDT	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
10:45	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1
11:00	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1
11:15	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	INDT	0	1
11:30	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1
11:45	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	INDT
12:00	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
12:15	INDT	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	INDT
12:30	INDT	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
12:45	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
13:00	INDT	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
13:15	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
13:30	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
13:45	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
14:00	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
14:15	INDT	0	INDT	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
14:30	INDT	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	INDT	1	0	1	1
14:45	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	INDT	1
15:00	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	INDT
15:15	INDT	0	1	INDT	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1
15:30	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1
15:45	1	0	1	1	INDT	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1
16:00	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1
16:15	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	INDT	1	1	1	1
16:30	1	1	0	1	INDT	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1
16:45	1	1	0	INDT	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	INDT	0
17:00	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
17:15	INDT	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
17:30	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
17:45	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0
18:00	1	INDT	0	1	INDT	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
18:15	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0
18:30	1	1	0	0	INDT	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0
18:45	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
19:00	1	1	0	0	-	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0

Figura 20. Piquero peruano PEBO_7: a) Información básica. b) Imagen del piquero con sus dos pichones. c) Cuadro del monitoreo con cámaras fotográficas automáticas *time-lapse* del piquero.

a)

ID	PEBO_9
SEXO	macho
TAMAÑO DE NIDADA	1

b)



c)

HORA	2018															
	19-Feb	20-Feb	21-Feb	22-Feb	23-Feb	24-Feb	25-Feb	26-Feb	27-Feb	1-Mar	2-Mar	3-Mar	4-Mar	5-Mar	6-Mar	7-Mar
5:00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5:15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5:30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5:45	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6:00	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
6:15	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
6:30	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
6:45	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
7:00	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
7:15	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1
7:30	1	INDT	1	1	INDT	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
7:45	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1
8:00	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1
8:15	1	1	1	INDT	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1
8:30	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1
8:45	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1
9:00	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1
9:15	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1
9:30	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1
9:45	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
10:00	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
10:15	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
10:30	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
10:45	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
11:00	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
11:15	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
11:30	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
11:45	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
12:00	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
12:15	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
12:30	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
12:45	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
13:00	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
13:15	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
13:30	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
13:45	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
14:00	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
14:15	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
14:30	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
14:45	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
15:00	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
15:15	1	1	INDT	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1
15:30	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1
15:45	1	INDT	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	INDT	1
16:00	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
16:15	1	INDT	0	0	1	INDT	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
16:30	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
16:45	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
17:00	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
17:15	1	1	INDT	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
17:30	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
17:45	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
18:00	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
18:15	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
18:30	1	0	1	INDT	INDT	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
18:45	1	0	1	INDT	INDT	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
19:00	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Figura 21. Piquero peruano PEBO_9: a) Información básica. b) Imagen del piquero con su pichón y su pareja. c) Cuadro del monitoreo con cámaras fotográficas automáticas *time-lapse* del piquero.

a)

ID	PEBO_20
SEXO	macho
TAMAÑO DE NIDADA	3

b)



c)

HORA	2018														
	27-feb	28-feb	01-mar	02-mar	03-mar	04-mar	05-mar	06-mar	07-mar	08-mar	09-mar	10-mar	11-mar	12-mar	13-mar
5:00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5:15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5:30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5:45	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6:00	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	-	1	0	0	0
6:15	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	INDT
6:30	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
6:45	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
7:00	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
7:15	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
7:30	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
7:45	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
8:00	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
8:15	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
8:30	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
8:45	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
9:00	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
9:15	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	INDT	1	1	1
9:30	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
9:45	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
10:00	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
10:15	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
10:30	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1
10:45	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1
11:00	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1
11:15	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1
11:30	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1
11:45	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	INDT	1	1
12:00	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1
12:15	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1
12:30	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1
12:45	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1
13:00	0	0	0	1	0	0	0	1	0	INDT	0	0	0	0	1
13:15	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1
13:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
13:45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:00	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:15	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
14:30	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
14:45	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
15:00	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
15:15	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0
15:30	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0
15:45	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
16:00	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0
16:15	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0
16:30	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0
16:45	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0
17:00	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
17:15	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
17:30	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0
17:45	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
18:00	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
18:15	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1
18:30	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1
18:45	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1
19:00	1	1	1	-	1	1	0	0	0	1	1	INDT	1	0	1

Figura 22. Piquero peruano PEBO_20: a) Información básica. b) Imagen del piquero con sus tres pichones. c) Cuadro del monitoreo con cámaras fotográficas automáticas *time-lapse* del piquero.